

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Botanika



Bc. Jan Pinc

Opylování rostliny *Clusia blattophila*: kvalitativní a kvantitativní
parametry vztahu mezi rostlinou a opylovači

Pollination of *Clusia blattophila*: quality and quantity components of the
plant-pollinator system

Diplomová práce

Vedoucí závěrečné práce: Mgr. Blanka Vlasáková, Ph.D.

Praha, 2015

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne: 20.7 2015

Poděkování:

Na tomto místě bych chtěl poděkovat především svojí školitelce Blance Vlasákové za trpělivé vedení mojí diplomové práce, cenné zkušenosti a možnost zúčastnit se terénního výzkumu ve Francouzské Guyaně. Dále bych chtěl poděkovat Veronice Chroustové, Zuzaně Ježkové a Františkovi Jůnovi za pomoc se sběrem dat a tvorbu přátelského prostředí během tří měsíců terénního výzkumu v letech 2012 až 2014. Terénnímu pracovišti CNRS, Inselberg camp v národní přírodní rezervaci Nouragues a všem jeho pracovníkům za tvorbu příjemného zázemí v průběhu terénního výzkumu. Michalu Tkočovi z Národního muzea za bližší identifikaci značného množství hmyzu. A nakonec bych chtěl také poděkovat rodičům a přátelům za podporu po celou dobu mého vysokoškolského studia. Výzkum byl financován z projektu GA ČR P505/12/P039 „Důsledky opylování šváby na reprodukční úspěch rostlin“.

Abstrakt:

Tato práce pojednává o opylovacím systému druhu *Clusia blattophila* na inselbergu Nouragues v centrální části Francouzské Guyany. Tento opylovací systém je jedinečný tím, že v něm figuruje šváb druhu *Amazonina Platystylata*. Je to třetí, a zatím poslední známý případ, kdy se švábi účastní opylování. Květy studované rostliny dále navštěvuje drobný dvoukřídlý hmyz (Diptera) náležící do čeledí Hybotidae, Cecidomyiidae, Dolichopodidae. Tato práce se zabývá efektivitou tohoto opylovacího systému a jejími dvěma složkami. Kvantitativní složka efektivity opylovacího systému pojednává o frekvenci, s kterou se jednotliví návštěvníci vyskytují na květech a době, kterou zde stráví. Kvalitativní charakteristika opylovacího systému pojednává o tom, kolik pylových zrn jednotliví návštěvníci na květy přenášejí. Za účelem zjištění kvantitativní charakteristiky bylo pořízeno kolem 450 hodin videozáznamů, z kterých je patrné, že švábi a dvoukřídlý hmyz se na květech vyskytují častěji, a také to, že švábi a cvrčci tráví na květu delší dobu. Za účelem zjištění kvantitativní charakteristiky byla provedena série experimentů, jako například vyhodnocení počtu pylových zrn na květech, vyhodnocení počtu pylových zrn na jednotlivých návštěvnících a experimentální vyloučení některých květních návštěvníků. Všechny provedené experimenty potvrzují domněnku, že šváb *Amazonina platystylata* je hlavním opylovačem rostliny *Clusia blattophila*. Z výsledků také vychází najevo, že dvoukřídlý hmyz se z malé části podílí na přenosu pylových zrn studované rostliny. Samčí květy mají průkazně větší návštěvnost než samičí květy, což je jev typický pro dvoudomé rostliny, a většina pylových zrn je na samičí květy přenesena v průběhu první noci kvetení. Tyto rozdíly jsou pravděpodobně způsobeny odlišným složením vůně květů různého stáří a pohlaví. Výsledky také naznačují, že se jedná o poměrně málo efektivní opylovací systém, což vzhledem k charakteru prostředí, ve kterém se studovaný druh vyskytuje, není překvapivé.

Klíčová slova:

opylování, *Clusia*, švábi, inselberg, národní přírodní rezervace Nouragues, kvalitativní a kvantitativní charakteristika

Abstract:

This work discusses the pollination system of *Clusia blattophila* on the Nouragues inselberg in the central part of French Guiana. The pollination system is unique, because one of the pollinators is probably a cockroach species, *Amazonina platystylata*. It is the third, and the last known case of cockroach pollination. Flowers are also visited by crickets (Gryllidae), flies (Diptera) belonging to the families Hybotidae, Cecidomyiidae, Dolichopodidae, and some other arthropods. This work deals with the effectiveness of the pollination system and its two components. The quantitative component of the pollination effectiveness is characterized by the number of visits and visit duration. A qualitative characteristic of pollination is characterized by the number of pollen transferred by individual pollinator. To determine quantitative characteristics, ca. 450 hours of recordings were taken. From the recordings, it is apparent that cockroaches and dipterans occur on flowers more frequently, and also that cockroaches and crickets spend on flowers more time. To determine the quantitative characteristics, pollen load on stigma and insect was determined and an exclusion experiment was performed when only some floral visitors were allowed to touch the flowers. All experiments confirm that cockroach *Amazonina platystylata* is the main pollinator of *Clusia blattophila*. Results showed that small flies (Diptera) participate on pollen transfer. Male flowers have significantly more visitors than female flowers, which is typical for a dioecious plant. Results also demonstrated that most pollen grains were transferred to the female flowers during the first night of flowering. These differences are probably due to the sexual dimorphism in floral scent. The results also suggest that this is a relatively inefficient pollination system. This is not surprising because the studied species grow in extremely harsh environment with strong abiotic stress.

Key words:

pollination, *Clusia*, cockroaches, inselberg, nature reserve Nouragues, quantitative and qualitative characteristics of pollination

Obsah:

1.	Úvod	8
2.	Cíle práce	9
3.	Literární úvod	9
3.1.	Opylování	9
3.1.1.	Opylovací systémy a jejich vlastnosti	9
3.1.2.	Opylování na ostrovech	13
3.1.3.	Minoritní skupiny opylovačů	14
3.1.3.1.	Švábi (Blattodea)	14
3.1.3.2.	Cvrčci (Orthoptera)	16
3.1.3.3.	Mravenci (Hymenoptera)	17
3.1.3.4.	Ještěři	18
3.1.3.5.	Polokřídlí (Hemiptera)	20
3.1.3.6.	Další skupiny potenciálních opylovačů	21
3.2.	Studovaný druh <i>Clusia blattophila</i>	22
3.3.	Studovaná lokalita	29
3.3.1.	Vznik inselbergu a jejich ekologické podmínky	29
3.3.2.	Vegetace inselbergů	30
3.3.3.	Inselberg Nouragues	30
4.	Metodika	33
4.1.	Identifikace návštěvníků květů	33
4.2.	Určení efektivity opylovacího systému	34
4.2.1.	Kvantitativní charakteristika efektivity opylovacího systému	34
4.2.2.	Kvalitativní charakteristika efektivity opylovacího systému	35
4.2.2.1.	Počet pylových zrn na květech	35
4.2.2.2.	Počet pylových zrn na květních návštěvnících	36

4.2.2.3.	Experimentální vyloučení některých návštěvníků	36
5.	Analýza dat	39
6.	Výsledky	41
6.1.	Identifikace návštěvníků květů	41
6.2.	Určení efektivity opylovacího systému	44
6.2.1.	Kvantitativní charakteristika efektivity opylovacího systému	44
6.2.2.	Kvalitativní charakteristika efektivity opylovacího systému	47
6.2.2.1.	Počet klíčících pylových zrn na květech	47
6.2.2.2.	Počet pylových zrn na hmyzu	50
6.2.2.3.	Experimentální vyloučení některých návštěvníků	54
7.	Diskuze	56
7.1.	Identifikace návštěvníků květů	56
7.2.	Určení efektivity opylovacího systému	58
7.2.1.	Kvantitativní charakteristika efektivity opylovacího systému	58
7.2.2.	Kvalitativní charakteristika efektivity opylovacího systému	60
8.	Závěr	65
9.	Seznam použité literatury	66
10.	Seznam obrázků	76
11.	Seznam tabulek	77
12.	Seznam grafů	78

1. Úvod

Tropické inselbergy jsou naprosto unikátním typem ekosystému. Inselbergy jsou monolitické izolované skalní výchozy, které vznikají vodní erozí v místech s vysokým úhrnem ročních srážek (Bremer and Sander 2000). Tamní abiotické podmínky tvoří unikátní prostředí a vystavují organismy silnému stresu. Pro inselbergy je typické maximální oslunění, absence substrátu, intenzivní eroze, vysoká teplota, která, stejně jako extrémně nízká vzdušná vlhkost, silně kolísá v průběhu dne (Bremer and Sander 2000, Szarzynski 2000, Porembski 2007). Tyto podmínky jsou natolik odlišné od podmínek okolního prostředí, že fungují jako efektivní izolační bariéra a způsobují podobnost těchto ekosystémů s oceánskými ostrovy (Porembski 2007). Organismy v těchto ekosystémech disponují, tak jako organismy na oceánských ostrovech, jedinečnými adaptacemi a vzájemnými vztahy. Tamní podmínky jsou natolik specifické, že se na inselberzích po celém světě vyskytují konvergentní životní i růstové formy organismů (Biedinger, Porembski et al. 2000, Porembski 2007).

Clusia blattophila (Clusiaceae) je dvoudomá rostlina se sukulentními znaky, která tvoří dominantní složku vegetace inselbergu Nouragues v centrální části Francouzské Guyany. Jedná se o keř až menší strom rostoucí v terénních nerovnostech tohoto inselbergu, což této rostlině umožňuje růst v příhodnějších podmínkách a odolávat intenzivní erozi. Tato rostlina má drobné, nevýrazné, intenzivně vonící květy, které se otvírají v pozdních večerních hodinách a v závislosti na pohlaví květu kvetou 12 nebo 36 hodin. To poukazuje na noční opylovací systém (Vlasáková, Kalinová et al. 2008, Vlasáková and Gustafsson 2011). Opylovací systém této rostliny je jedinečný v tom, že v něm figuruje šváb druhu *Amazonina platystylata*. Jde o třetí a zatím poslední známý případ, kdy se švábi účastní opylovacího systému. Předchozí dva příklady pocházejí z ostrovů jižního Japonska a nížinného deštného lesa provincie Sarawak na ostrově Borneo (Nagamitsu and Inoue 1997, Kawakita and Kato 2002).

2. Cíle práce

Cílem této práce je zhodnotit efektivitu opylovacího systému rostliny *Clusia blattophila* rostoucí na inselbergu Nouragues v centrální Francouzské Guyaně. V této práci se budu zabývat jak kvantitativní, tak kvalitativní složkou efektivitu opylovacího systému této rostliny. Tyto cíle se dají shrnout do následujících otázek:

- Jaká je druhová skladba návštěvníků květů rostliny *C. blattophila*?
- Jaký je charakter návštěvy jednotlivých typů květních návštěvníků?
- Jak se chování návštěvníků mění v závislosti na pohlaví rostliny a stáří květu?
- Kterí návštěvníci přenášejí pylová zrna studované rostliny a kolik?

3. Literární úvod

3.1. Opylování

3.1.1. Opylovací systémy a jejich vlastnosti

Opylování je děj, při kterém jsou samčí pohlavní buňky v podobě pylu přenášeny na bliznu prostřednictvím určitého vektoru. Vektor přenášející pylová zrna může být biotického nebo abiotického původu. K abiotickým způsobům opylení patří například opylování větrem či vodou. Mezi biotické způsoby patří opylování nejružnějšími organismy. Nejčastějším opylovačem je bezesporu hmyz. Naprostá většina hmyzích opylovačů však náleží pouze k několika málo řádům. Mezi tyto řády patří blanokřídlí (Hymenoptera), dvoukřídlí (Diptera), brouci (Coleoptera) a motýli (Lepidoptera) (Kevan and Baker 1983). Méně častými, avšak nikoliv vzácnými opylovači jsou trásněnky (Thysanoptera) (Kevan and Baker 1983, Mound 2005). Kromě hmyzu jsou dalšími běžnými opylovači ptáci, netopýři a někteří další savci. Tyto skupiny organismů jsou běžnými opylovači zejména v tropických oblastech. Kromě těchto nejčastějších opylovačů jsou dokumentovány ojedinělé případy, kdy se i ostatní živočichové účastní opylovacích systémů. Těmito skupinami organismů se zabývá jedna z následujících kapitol.

Opylování je velmi starý proces, který se vyvinul současně se vznikem krytosemenných rostlin v období rané křídy. Jednalo se o zásadní evoluční novinku, jejíž vznik byl následován adaptivní radiací krytosemenných rostlin i jejich hmyzích opylovačů (Grant 1949, Stebbins 1970). Jedním z mechanismů, který umožnil tuto intenzivní radiaci krytosemenných rostlin, byla diverzifikace jednotlivých opylovacích syndromů (Fenster, Armbruster et al. 2004). Opylovací syndromy jsou skupiny konvergentních specifických vlastností květů rostlin, které jim umožnily specializaci na určitý typ opylovače, jeho morfologii a chování (Ollerton, Alarcón et al. 2009). Známým příkladem opylovacích syndromů jsou například květy opylované kolibříky, které jsou zpravidla červené, s dlouhou květní trubicou, prodlouženými tyčinkami a neprodukující výraznou vůni. Dalším známým příkladem jsou květy opylované mouchami, které mají zpravidla červenohnědou barvu a výraznou vůni připomínající hniající maso. Velké množství studií se zabývá odlišným dalšími opylovacími syndromy spjatými s odlišným způsobem opylování u příbuzných druhů rostlin. Diverzifikace květních syndromů je patrná u rodu *Petunia*. Květy rodu *Petunia* se liší v barvě, vůni, tvaru koruny a v množství a skladbě nektaru podle toho, zda jsou opylovány včelami nebo nočními lišaji (Stuurman, Hoballah et al. 2004). Dalším případem jsou orchideje rodu *Angraceum*. Druhy tohoto rodu mají tvar květní ostruhy podle druhu opylovače. Druhy opylované ptáky mají krátkou a širokou květní trubku a zpravidla nevoní. Ty druhy, které jsou opylovány nočními lišaji, mají extrémně prodlouženou ostruhu a intenzivně voní (Nilsson 1988, Micheneau, Fournel et al. 2008). Opylovací syndromy názorně demonstruje studie Fenster a Armbruster (2004), která ukazuje odlišné vzezření květů blízce příbuzných rostlin rodů *Penstemon*, *Ipomopsis*, *Dalechampsia*, *Salvia* a *Silene* které jsou opylovány odlišnými opylovači nebo skupinami opylovačů. Studie také ukazuje velkou podobnost květů nepříbuzných druhů rostlin sdílejících stejné nebo blízce příbuzné druhy opylovačů.

Pro opylovací systémy je také charakteristická určitá úroveň specializace. Nízce specializované opylovací systémy nazýváme jako systémy generalizované a ty systémy, které vykazují vysokou úroveň specializace, nazýváme jako opylovací systémy specializované. Generalizované vztahy mezi rostlinami a jejich opylovači jsou ty, ve kterých figuruje široké spektrum květních návštěvníků, kteří jsou v přenosu pylových zrn podobně efektivní. Specializované vztahy mezi rostlinami a jejich opylovači jsou naopak ty, kterých se účastní pouze několik málo květních návštěvníků, kteří jsou však

v přenosu pylových zrn mnohem efektivnější. Tyto dvě strategie se mezi sebou liší zejména různou velikostí energetických ztrát. Tyto energetické ztráty zahrnují například poškození herbivory nebo odběr pylových zrn návštěvníky, jež žádný pyl nepřenášejí. Tito návštěvníci, kteří pouze čerpají rostlinné zdroje, se v odborné literatuře nazývají zloději nektaru. Větší energetické ztráty způsobené herbivory a zloději nektaru se vyskytují u generalizovaných opylovacích systémů (Tyre and Addicott 1993, Addicott and Tyre 1995). Generalizované opylovací systémy jsou také vystaveny intenzivnímu mezidruhovému přenosu pylových zrn a menší vzdálenosti mezi opylovanými rostlinami, což může vést k příbuzenskému křížení jedinců (Bawa and Opler 1975, Bawa 1990).

Specializace opylovacích systémů je pro rostlinu mnohem efektivnější a rostliny se přirozeně specializují na nejefektivnějšího opylovače (Stebbins 1970). Problémem vysoce specializovaných opylovacích vztahů je však jejich zranitelnost. Pokud se něco stane s jedním mutualistickým partnerem, bude to mít silný negativní efekt na toho druhého. Značné množství silně specializovaných druhů rostlin si jako obranu proti narušení jejich mutualistického vztahu s opylovači vyvinulo takzvaný kompenzační efekt. Kompenzační efekt umožňuje rostlinám přežít období, kdy je přítomnost opylovačů vzácná, nebo se nevyskytují vůbec. Typickým kompenzačním efektem u specializovaných druhů rostlin je například dlouhověkost, samoopylení nebo vegetativní rozmnožování. Specializované opylovací systémy jsou rozšířeny zejména ve velmi stabilním prostředí, ve kterém je možnost ztráty jednoho nebo druhého mutualistického partnera minimalizována (Bond 1994).

Generalizované opylovací systémy jsou rozšířeny zejména v prostředí s nestálým výskytem opylovačů, širokým spektrem opylovačů nebo nestálými abiotickými podmínkami (Waser, Chittka et al. 1996). Za těchto podmínek nemůže dojít k silné specializaci na konkrétního opylovače a všechny specializované vztahy mezi rostlinami a opylovači budou v tomto prostředí velmi zranitelné (Bond 1994).

Silně specializované i silně generalizované opylovací systémy jsou velmi vzácné. V praxi se spíše setkáme s plynulým přechodem mezi specializovanými a generalizovanými vztahy mezi rostlinami a jejich opylovači (Johnson and Steiner 2000). Rostlina se navíc většinou nespecializuje přímo na konkrétního opylovače, ale na jistý souhrn morfologických vlastností, kterými daný opylovač disponuje. I silně specializované druhy rostlin tak mohou být opylovány větším

množstvím druhů, které sdílí tyto morfologické adaptace (Fenster, Armbruster et al. 2004).

Typickým příkladem silně specializovaného opylovacího systému je například opylovací systém rodu *Ficus* (Moraceae). Květenství rodu *Ficus*, takzvaná sykonia, jsou opylována drobnými vosičkami. Tyto vosičky kladou vajíčka do syconií. V nich se následně líhnou larvy, které se živí tyčinkami a dospívají zde. Dospělci obalení pylem opouští sykonium a navštěvují sykonia nová, ve kterých se mohou rozmnožit. Při tom dojde k přenosu pylu mezi dvěma květenstvími a k opylení jednotlivých květů (Galil and Eisikowitch 1968, Kjellberg, Gouyon et al. 1987). Obecně velmi rozšířený je výskyt silně specializovaných opylovacích vztahů čeledi Orchideaceae. Pravděpodobně právě díky specializaci na různé typy opylovačů je čeleď Orchideaceae nejdiverzifikovanější rostlinnou čeledí vůbec (Cozzolino and Widmer 2005). Příkladem intenzivní specializace této čeledi mohou být například orchideje rodu *Angraceum* z ostrova Madagaskar, které jsou opylovány lišaji s extrémně prodlouženým sosákem, a proto disponují velmi dlouhou květní ostruhou, která může dosahovat až třicet centimetrů. Tohoto specializovaného opylovacího vztahu si všiml již Charles Darwin a jednalo se o jeden z příkladů, které ho inspirovaly při tvorbě jeho díla „O původu druhů“ (Micheneau, Fournel et al. 2008). Dalším příkladem silně specializovaného opylovacího systému čeledi Orchideaceae jsou takzvané šálivé květy, které jsou u této čeledi poměrně rozšířené. Šálivé květy lákají hmyz tím, že květní stavbou nebo specifickou vůní napodobují sexuálního partnera daného druhu hmyzu. Tento způsob opylení se uplatňuje například u rostlin druhu *Leporella fimbriata*, které napodobují samičky mravenců a lákají okřídlené samce, kteří je opylují (Peakall, Beattie et al. 1987). Příkladem vysoce generalizovaného opylovacího systému je pak například rostlina *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae). Studie na tomto druhu ukazují opylovací systém, jehož se zúčastní více než 100 druhů hmyzu a žádný z nich není výrazně efektivnější než ostatní (Gómez, Bosch et al. 2007).

Různé adaptace opylovacích systémů se navzájem liší svojí efektivitou. Efektivita pylového přenosu má dvě základní složky, kvantitativní a kvalitativní. Kvantitativní složka efektivity opylovacího systému je definována frekvencí, se kterou se opylovač na květech vyskytuje, a dobou, kterou na květech stráví (Herrera 1989). Kvalitativní složka je charakterizována počtem pylových zrn, který jednotliví návštěvníci přenášejí (Herrera 1987). Často se stává, že nejčastější návštěvník květů není efektivním opylovačem, protože nepřenáší dostatečný počet pylových zrn (Fenster, Armbruster et al. 2004).

Efektivní vztah mezi opylovačem a rostlinou totiž musí splňovat oba tyto předpoklady. Opylovač se na květech musí vyskytovat dostatečně často a musí přenášet dostatečný počet životaschopných pylových zrn (Herrera 1987).

3.1.2. Opylování na ostrovech

Struktura opylovacích systémů v ostrovních ekosystémech je z velké části předurčena schopností rostlin i jejich potenciálních opylovačů úspěšně kolonizovat daný ekosystém. Jednoznačnou výhodou mají při kolonizaci ostrovního ekosystému rostliny schopné nepohlavního rozmnožování nebo samoopylení. V takovém případě rostliny k úspěšnému rozmnožování nepotřebují druhého jedince ani žádného opylovače. Za příhodných podmínek je pak i jediná taková rostlina schopna založit populaci (Baker 1955, Barrett 1996). Tato strategie však může být z dlouhodobého hlediska poměrně problematická, protože v těchto populacích dochází kvůli omezenému genovému toku ke genetickému driftu a ztrátám genetické variability. To může vést ke snížené schopnosti těchto rostlin reagovat na okolní prostředí, konkurenci ostatních druhů, herbivory a patogeny (Allendorf 1983, Morgan and Wilson 2005). Druhy, které nejsou schopné samoopylení, mají při osidlování ostrovního ekosystému značnou nevýhodu. Během osídlení nového ekosystému tyto druhy pravděpodobně přijdou značnou část svých opylovačů (Bond 1994).

Právě díky hrozbě poklesu genetické variability, která může vést až k vyhynutí ostrovní populace, je pro rostliny kolonizující ostrovní ekosystémy extrémně důležité maximalizovat outcrossing. Outcrossing je charakterizován jako schopnost opylení mezi jednotlivými, ideálně co nejméně příbuznými, genetami. Mezi charakteristické vlastnosti zajišťující outcrossing patří například self-inkompatibilita a různé formy dichogamie, specializace na určitého dostupného opylovače, heterostylie nebo dvoudomost (Carlquist 1966).

Například dvoudomost se v ostrovních ekosystémech vyskytuje s daleko větší frekvencí než v ostatních typech ekosystémů (Bawa 1980). Na Havajských ostrovech tvoří dvoudomé rostliny téměř 28 % flóry (Carlquist 1966). Dvoudomé rostliny mají v těchto ekosystémech značnou výhodu právě díky dobré schopnosti outcrossingu. Dvoudomost však v těchto ekosystémech většinou nově nevzniká. Dvoudomé rostliny mají spoustu vlastností, které jim usnadňují úspěšnou kolonizaci ostrovních ekosystémů (Thomson and Barrett 1981). Většina dvoudomých rostlin má drobné, nespecializované

a nevýrazné květy, které jsou opylovány drobným létajícím hmyzem. Tento hmyz se v izolovaných ekosystémech často vyskytuje díky jeho dobré schopnosti migrace. Množství dvoudomých rostlin má také dužnaté plody nebo semena s osemením, která jsou konzumována semenožravými ptáky. Ptáci šíří semena poměrně efektivně na dlouhou vzdálenost. A to včetně oceánských ostrovů a jiných izolovaných ekosystémů (Bawa and Opler 1975, Bawa 1980).

Další možností, jak se rostliny vyhýbají ztrátám genetické variability, je hybridizace příbuzných druhů. Například na Novém Zélandě vykazuje známky hybridizace až 30 % zdejších cévnatých rostlin (Rattenbury 1962). Hybridizace vede k obrovskému polymorfismu jednotlivých taxonů a vnáší do rostlinných populací nový genetický materiál (Carlquist 1966).

V ostrovních ekosystémech je zaznamenán zvýšený výskyt drobných, miskovitých, nevýrazně barevných a nespécializovaných květů. Tato typická květní morfologie se zřejmě vyvinula jako reakce na nespolehlivé opylování množstvím drobného létavého hmyzu, který je v těchto ekosystémech běžný (Rattenbury 1962, Carlquist 1966, Chamorro, Heleno et al. 2012). Na druhou stranu se v ostrovních ekosystémech díky poměrně rychlé speciaci, která probíhá v malých populacích s omezeným genovým tokem, často vyskytují poměrně nezvyklé adaptace a mutualistické vztahy (Salomon 2001).

3.1.3. Minoritní skupiny opylovačů

3.1.3.1. Švábi (Blattodea)

Švábi jsou velmi starobylou, hojně rozšířenou skupinou hmyzu. Několik druhů švábů se přizpůsobilo životu společně s člověkem a jsou to celosvětově nechvalně známí škůdci. Švábi jsou však poměrně diverzifikovanou skupinou hmyzu, která dosahuje největší druhové diverzity v tropických oblastech (Wolda 1983). Švábi jsou zpravidla všežravci, ale značnou část jejich potravy tvoří rostlinná hmota (Martin 1983). Zažívací trakt švábů dokonce disponuje vlastní celulázou, což je enzym, který švábům umožňuje strávit celulózu (Wharton and Wharton 1965). Produkce vlastních celuláz je v živočišné říši velmi vzácná a drtivá většina býložravých organismů se spoléhá pouze na symbiotickou mikrobiální flóru.

První případ rostliny opylované šváby je znám z nížinného tropického deštného lesa v Malajské provincii Sarawak na ostrově Borneo. V tomto prostředí roste rostlina *Uvaria elmeri* (Annonaceae). Jedná se o jednodomou rostlinu s oboupohlavními, kauliflorními květy, které intenzivně voní. Květy jsou protogynní, což znamená, že samičí pohlavní orgány dozrávají dříve než samčí pohlavní orgány. Tento jev zamezuje možnosti samoopylení. Květy tohoto druhu jsou pravidelně navštěvovány pouze šváby a dvoukřídlým hmyzem rodu *Drosophila*. Ukázalo se, že švábi jsou hlavními opylovači rostliny *Uvaria elmeri*, protože se na květech vyskytují mnohem častěji, vyskytují se pravidelně jak v průběhu samčí, tak v průběhu samičí fáze květu a přenášejí mnohem větší množství pylových zrn než ostatní květní návštěvníci (Nagamitsu and Inoue 1997).

Druhým zdokumentovaným případem, kdy šváb slouží jako efektivní opylovač, pochází z jižního Japonska. Jedná se o holoparazitický druh *Balanophora kuroiwaii* (Balanophoraceae), který tvoří drobná palicovitá květenství vyrůstající z půdy. Květy druhu *Balanophora kuroiwaii* intenzivně voní a jsou opylovány mravenci, šváby a drobnými můrami v průběhu noci. Na květech se pravidelně vyskytovali především nymfy švába *Onychostyus notulatus*, na jejichž tělech bylo nalezeno značné množství pylových zrn. *Balanophora kuroiwaii* je geitonogamní, což znamená, že květy nejsou schopny klasického samoopylení, ale mohou být opyleny jiným květem z téže rostliny. To umožňuje efektivní opylování nymfami švába *Onychostyus notulatu*, přestože nymfy nejsou okřídlené a pravděpodobně ani příliš pohyblivé (Kawakita and Kato 2002).

Třetím a zatím posledním příkladem, kdy švábi opylují, je dvoudomý druh *Clusia blattophila* (Clusiaceae) z prostředí tropického inselbergu Nouragues ve Francouzské Guyaně. Prozatímní výzkum ukázal, že na pylovém přenosu této rostliny se podílí šváb *Amazonina platystylata* (Vlasáková, Kalinová et al. 2008, Vlasáková and Gustafsson 2011). O efektivitě tohoto vztahu pak pojednává tato práce.

Švábi byli opakovaně pozorováni například také na šištících cykasu *Cycas revoluta* (Zamiaceae) ze suché subtropické vegetace v jižním Japonsku (Kono and Tobe 2007), květenstvích *Dendropanax arboreus* (Araliaceae) v tropickém deštném lese v Kostarice (Perry 1978) a květech *Syzygium cormiflorum* (Myrtaceae) v tropickém deštném lese v severovýchodní Austrálii (Crome and Irvine 1986). V těchto případech nebylo opylování šváby prokázáno.

Je zajímavé, že všechny tři zdokumentované případy, ve kterých švábi fungují jako opylovači, pocházejí z ostrovních ekosystémů a všechny tři rostliny kvetou v noci a mají nevýrazné, avšak intenzivně vonící květy. Vzhledem ke stravovacím návykům švábů, jejich sporadickému výskytu a stravování se na květech je možné, že se švábi účastní opylovacích systémů mnohem častěji, než je momentálně známo.

3.1.3.2. Cvrčci (Orthoptera)

Rovnokřídlí (Orthoptera) je skupina hmyzu s proměnou nedokonalou. Do této skupiny patří například kobyly, sarančata a cvrčci. Skupina rovnokřídlí je velmi variabilní v potravních nárocích. Kobyly jsou zpravidla masožravé, sarančata jsou zpravidla býložravá a cvrčci jsou všežraví.

Zatím byl popsán pouze jeden případ efektivního opylování u rovnokřídlého hmyzu. Jedná se o případ z ostrovu Réunion, kde druh cvrčka *Glomeremus orchidophilus* opyluje orchidej *Angraceum cadetii*. Jedná se o vysoce specializovaný vztah. Květy orchideje *Angraceum cadetii* sice navštěvuje velké množství různého hmyzu, ale květy orchideje jsou přizpůsobené anatomii těla cvrčka *Glomeremus orchidophilus*. Značně redukované květy produkují intenzivní vůni a jsou uzpůsobeny tak, že brylky umístí značné množství pylových zrn za hlavu cvrčka, který právě vlezl do květu. Cvrčci navštěvují květy během noci a krmí se zde nektarem na dně silně redukované ostruhy (Hugel, Micheneau et al. 2010, Micheneau, Fournel et al. 2010).

Pro orchideje rodu *Angraceum* je typická vysoká specializace na opylovače. Výše zmíněný druh *A. cadetii*, který je opylován cvrčkem *Glomeremus orchidophilus*, má redukované, kalíškovité květy, které intenzivně voní (Hugel, Micheneau et al. 2010, Micheneau, Fournel et al. 2010). *A. bracteosum* a *A. striatum* mají krátké kuželovité květy, které neprodukují žádnou vůni, a umožňují opylení drobnými ptáky (Micheneau, Fournel et al. 2006, Micheneau, Fournel et al. 2008). Většina orchidejí rodu *Angraceum* má extrémně prodlouženou ostruhu, která u některých druhů dosahuje až třicet centimetrů. Květy intenzivně voní a jsou opylovány v průběhu noci lišaji, kteří disponují sosákem tak dlouhým, že jim umožní dosáhnout až na dno prodloužené ostruhy a sát nektar (Nilsson 1988).

3.1.3.3. Mravenci (Hymenoptera)

Mravenci patří k jedné z nejrozšířenějších a nejpočetnějších skupin hmyzu na světě, což je pravděpodobně způsobeno jejich společenským způsobem života. Mravenci patří do skupiny blanokřídlého hmyzu, do které patří většina opylovačů, a jsou také členy mnoha mutualistických interakcí s rostlinami. Opylování mravenci je však v rostlinné říši velmi vzácné, a to i přes jejich všudypřítomnost. Některé rostliny si dokonce tvoří struktury, aby zabránily mravencům přístupu ke květu. Mezi tyto struktury patří například extraflorní nektária, lepkavé tkáně a žláznaté trichomy nebo repelentní vůně (Bentley 1977, Rico Gray 1980, Guerrant Jr and Fiedler 1981, Galen 1983, Kevan and Baker 1983). V literatuře je uvedeno několik možných důvodů, proč mravenci nejsou vhodní pro přenos pylových zrn. Mezi tyto důvody patří například nedostatek záchytných struktur a hladký povrch, na kterém by ulpěla pylová zrna. Dále mravenci příliš často odstraňují sebemenší nečistoty ze svých těl, dosahují velmi malé velikosti a nejsou dostatečně pohybliví v prostoru. Mravenci se převážně pohybují pouze v blízkosti své kolonie a mezi jednotlivými koloniemi se navíc chovají teritoriálně (Elton 1932, Beattie 1971, Wyatt 1981). Pravděpodobně nejzávažnějším důvodem, proč mravenci nejsou pro rostliny atraktivní jako možní opylovači, je fakt, že sekret jejich metapleurálních žláz a kyselina mravenčí výrazně snižují životaschopnost pylových zrn. Mravenci proto nejsou schopni přenášet životaschopná pylová zrna dostatečně dlouho a na dostatečnou vzdálenost (Beattie, Turnbull et al. 1984, Beattie, Turnbull et al. 1985, Hull and Beattie 1988). Díky tomu jsou všechny případy opylování mravenci popsány pouze u drobných polštářovitých rostlin, u nichž mravenci přenášejí pylová zrna v průběhu krátkého časového intervalu na krátkou vzdálenost.

Téměř všechny případy doloženého opylování mravenci pochází od drobných polštářovitých rostlin. Mezi tyto rostliny patří například velmi drobná rostlina *Diamorpha smalii* (Crassulaceae) rostoucí na inselberzích na jihovýchodě USA. Tato několik málo centimetrů vysoká sukulentní rostlina roste v poměrně extrémních podmínkách, mezi které patří například maximální oslunění, nedostatek vody, vysoké teploty a jejich výrazné kolísání v průběhu dne. *D. smalii* má drobné bělavé květy, které jsou opylovány téměř výhradně mravenci. Na květech se vyskytují také drobní brouci a motýli. Ti ale vzhledem k jejich sporadickému výskytu nemohou tuto rostlinu efektivně opylovat (Wyatt 1981).

Další případ, kdy mravenci efektivně opylují je rostlina *Polygonum cascadenense*. *P. cascadenense* je velmi drobná letnička rostoucí na velmi suchých a teplých svazích ve vyšších nadmořských výškách v Oregonu. V těchto podmínkách je tato rostlina opylována mravenci *Formica argentea*. Opět se jedná o drobnou rostlinu rostoucí v prostředí trpícím silným abiotickým stresem a vzdálenost i doba přenosu pylových zrn mravenci je nízká (Hickman 1974).

Jak je patrné, opylování mravenci je vázáno na prostředí postižené nějakým abiotickým stresem, zejména v suchých oblastech a ve vyšších nadmořských výškách (Gómez, Zamora et al. 1996). Hickman (1974) dokonce formuloval opylovací syndrom pro opylování mravenci. Podle něj jsou pro rostlinu opylovanou mravenci nezbytné tyto vlastnosti:

- Výskyt v suchých a teplých oblastech, ve kterých jsou mravenci velmi aktivní.
- Nektária by měla být otevřená a přístupná mravencům.
- Květy by měly být umístěny velmi blízko u země.
- Rostliny by měly růst v hustých porostech.
- Rostliny by měly mít velký počet květů, nebo kvést synchronizovaně.

Jedinou výjimku tvoří rostlina *Leporella fimbriata* (Orchideaceae) z jižní Austrálie, která netvoří polštářovité porosty. Tato orchidej má totiž šálivé květy a je efektivně opylována okřídlenými samci mravenců *Myrmecia urens*. Okřídlení dospělci mravenců jsou mnohem pohyblivější než běžní dělníci a jak se ukázalo, tito okřídlení dospělci nemají metapleurální žlázy, které u běžných dělníků slouží k vylučování sekretu s antibiotickými účinky. Výzkum na tomto druhu však ukázal, že i přes absenci metapleurálních žláz se životnost pylových zrn na tělech dospělců snižuje. To je pravděpodobně způsobeno zbytky látek s antibiotickými účinky od ostatních jedinců z mateřské kolonie (Peakall, Beattie et al. 1987, Peakall, Angus et al. 1990).

3.1.3.4. Ještěři

Ještěři jsou v naprosté většině případů masožraví, ale malé množství druhů se živí býložravě. Několik druhů ještěřů si svoji stravu zpestřuje nektarem nebo pylem. Celkem bylo zdokumentováno třicet sedm druhů ještěřů z pěti různých skupin využívajících

květní zdroje. Třicet pět případů z celkových třiceti sedmi bylo zdokumentováno na oceánských ostrovech, což je pravděpodobně způsobeno značně omezenou potravní nabídkou nebo nízkým množstvím vhodnějších druhů pro mutualistické vztahy včetně opylování (Janzen 1973, Olesen and Valido 2003). Jediné čtyři zdokumentované případy, kdy jsou ještěři efektivními opylovači, pochází také z ostrovních ekosystémů.

První případ ještěřů, kteří efektivně opylují, pochází z Baleárských ostrovů. Zde se vyskytuje endemická ještěrka *Podarcis lilfordi*, která pravidelně navštěvuje květy *Crithmum maritimum* (Apiaceae) a konzumuje nektar. Ještěrky přenášejí množství pylových zrn, především na hlavě a krku. Květy rostliny *C. maritimum* navštěvuje i velké množství hmyzu. Experimentálně však bylo dokázáno, že rostliny navštěvované ještěrkami *P. lilfordi* produkují průkazně vyšší množství semen než ty rostliny, které nejsou ještěrkami navštěvovány (Pérez - Mellado and Casas 1997).

Další případ pochází opět z Baleárských ostrovů. Jedná se o příbuznou ještěrku *Podarcis pytiusensis*, která v tomto případě navštěvuje cyathia rostliny *Euphorbia dendroides* a konzumuje na nich pyl a nektar. Cyathia této rostliny navštěvuje také značné množství hmyzu. *E. dendroides* je rostlina schopná samoopylení, ale rostliny, které nejsou navštěvovány opylovači, produkují výrazně menší množství semen. Ještěrka *P. pytiusensis* se pohybuje v květenstvích *E. dendroides* a hledá zde nektar a pyl. Vzhledem ke své velikosti se tělo ještěrky *P. pytiusensis* dostane do kontaktu se značným množstvím květů obou pohlaví a zprostředkuje pylový přenos mezi květenstvími téže rostliny. Ještěrka *P. pytiusensis* je důležitým opylovačem rostliny *E. dendroides*. Tato ještěrka, stejně jako množství hmyzu vyskytující se na květech, může samozřejmě také zprostředkovat pylový přenos mezi jednotlivými rostlinami. Vzhledem k značnému samoopylení se ale tento přenos pylových zrn projeví pouze slabě na tvorbě semen (Traveset and Sáez 1997).

Další a zatím poslední případ, kdy ještěři efektivně opylují, pochází z Mauritiu. První studie ukazuje, že gekon *Phelsuma ornata* je velice důležitý pylový vektor pro zdejší endemický keř *Gastonia mauritiana* (Araliaceae). Padesát tři procent gekonů *P. ornata*, odchycených mimo květy pokusné rostliny mělo na svém těle pyl náležící této rostlině a devadesát procent gekonů mělo na svém těle pyl náležící ke značnému množství ostatních rostlin. Vzhledem k výsledkům této studie je pravděpodobné,

že gekon *Phelsuma ornata* je nejen důležitým opylovačem rostliny *Gastonia mauritiana*, ale pravděpodobně i značné části tamní flóry (Nyhagen, Kragelund et al. 2001).

Dalším případem z ostrova Mauritius je gekon *Phelsuma cepediana*, který pravidelně navštěvuje květy *Trochetia blackburniana* (Malvaceae). Experimentální omezení přístupnosti květů gekony potvrdilo, že gekon *P. cepediana* je důležitým opylovačem *T. blackburniana*. Na návštěvnost květů gekony a na počet semen studované rostliny má také průkazný vliv vzdálenost stromů rodu *Pandanus* (Pandanaceae). Stromy rodu *Pandanus* jsou díky své charakteristické stavbě domovem značného množství živočichů, včetně gekonů *P. cepediana* (Hansen, Kiesbüy et al. 2007).

I několik dalších studií pojednává o přítomnosti pylových zrn na různých druzích ještěřů a jejich potenciálu stát se opylovačem (Whitaker 1987, Olesen and Valido 2003, Sazima, Sazima et al. 2005, Hansen and Müller 2009). V těchto studiích však opylování touto skupinou organismů nebylo potvrzeno.

3.1.3.5. Polokřídlí (Hemiptera)

Polokřídlí jsou skupina hmyzu s proměnou nedokonalou. Velká část hmyzu z této skupiny je býložravá, ale je zde i množství masožravých zástupců. Vzhledem k potravním návykům polokřídělých není překvapivé, že se jedná o časté návštěvníky květů. Přesto se polokřídlí účastní opylovacích vztahů jen velmi zřídka.

Jednou z výjimečných situací, kdy polokřídlí opylují, je vztah ploštice *Orius atratus* s dvoudomým stromem *Macaranga tanarius* (Euphorbiaceae) na japonském ostrově Okinawa. Ploštice *O. atratus* patří do skupiny masožravých ploštic. *O. atratus* se však živí především nektarem z květů a jedná se o nejčastějšího návštěvníka květů samčích i samičích rostlin *M. tanarius*. Byl také doložen pylový přenos mezi samčími a samičími rostlinami tímto druhem ploštice, protože jedinci navštěvující květy samčích i samičích rostlin na sobě měli značné množství pylových zrn. Druhý nejčastější návštěvník, ploštice *Decomioides schneirlai*, se také poměrně často vyskytoval na květech samčích i samičích rostlin. Přenos pylových zrn mezi rostlinami obou pohlaví však nebyl u tohoto druhu doložen (Ishida, Kono et al. 2009).

Polokřídlí jsou zaznamenáváni na květech značného množství rostlin a několik studií dokládá značný počet pylových zrn na tělech polokřídlého hmyzu. Ashton a Givnish (1988) pojednávají o možném důležitém významu polokřídlého hmyzu pro opylování stromů z čeledi Dipterocarpaceae, které tvoří dominantní složku afrického a asijského tropického deštného lesa. Tři blíže neurčené duhy polokřídlých byly pozorovány, jak se živí nektarem rostliny *Stachytarpheta maximiliani* (Verbenaceae) a na jejich tělech při tom ulpívalo značné množství pylových zrn (Barbola, Laroca et al. 2006). Polokřídlí byli dále pozorováni na květech *Ecballium elaterium* (Cucurbitaceae) a *Dioscorea rotundata* (Dioscoreaceae). V obou těchto případech bylo na tělech hmyzu nalezeno značné množství pylových zrn (Fatokun, Akoroda et al. 1992, Fahn and Shimony 2001). Ani v jednom z těchto případů však nebylo opylování polokřídlým hmyzem potvrzeno.

3.1.3.6. Další skupiny potenciálních opylovačů

Dalším možným případem opylování skupinou hmyzu, která se do opylovacích vztahů běžně nezapojuje, jsou škvorči *Labidura truncata* (Dermaptera) a rostlina *Alocasia macrorrhizos* (Araceae) z ostrova Vanuatu. *A. macrorrhizos* je v této oblasti běžně pěstována jako zemědělská plodina s květy schopnými termogeneze. V těchto květech byl opakovaně zaznamenán výskyt škvorů druhu *L. truncata*. Byl zaznamenán i značný počet pylových zrn na tělech tohoto druhu škvora a pohyb mezi jednotlivými květy. Problém tohoto potenciálního opylovacího systému je ten, že rostliny *A. macrorrhizos* se v těchto oblastech, kde jsou pěstovány jako zemědělské plodiny, rozmnožují pouze vegetativně a velká část rostlin, ne-li všechny, pochází z jednoho klonu. I přesto, že k opylování škvory v tomto případě nedochází, je zde patrný potenciál této skupiny hmyzu k zapojení se do opylovacích systémů (Ivancic, Roupsard et al. 2005).

Další skupinou hmyzu, která má potenciál stát se opylovači, jsou síťokřídlí (Neuroptera). Síťokřídlí je skupina hmyzu s proměnou dokonalou. Jedná se zpravidla o dravý, velmi dobře pohyblivý hmyz. Několik studií dokládá návštěvnost květů hmyzem ze skupiny síťokřídlých. Během těchto návštěv se hmyz na květech krmil zpravidla nektarem a na jeho tělech byl nalezen pyl. Žádná z těchto studií však nepojednává o efektivitě pylového přenosu skupinou síťokřídlého hmyzu (Boyden 1983, Anderson, Overal et al. 1988, Clinebell, Crowe et al. 2004).

Poslední skupinou hmyzu, jejíž zástupci by mohli být účastníky opylovacích systémů, jsou chrostíci (Trichoptera). Chrostíci pravidelně navštěvovali květy narcisů *Narcissus marvieri* v Maroku a druhu *Narcissus cuatrecasasi* ve Španělsku. Velká část chrostíků měla na svých tělech pylová zrna, a to i ti chrostíci, kteří byli odchyceni mimo květy (Pérez - Barrales, Vargas et al. 2006).

V příkladech opylovacích systémů, jejichž účastníci patří k minoritním skupinám opylovačů, je patrný trend výskytu v ostrovních ekosystémech nebo v ekosystémech trpících abiotickým stresem. Tento trend může být pravděpodobně způsoben omezenou možností výběru mutualistického partnera v těchto ekosystémech a zároveň poměrně rychlou speciací, která je typická pro ostrovní ekosystémy, kde populace přežívají v omezeném počtu jedinců s minimalizovaným genovým tokem.

3.2. Studovaný druh *Clusia blattophila*

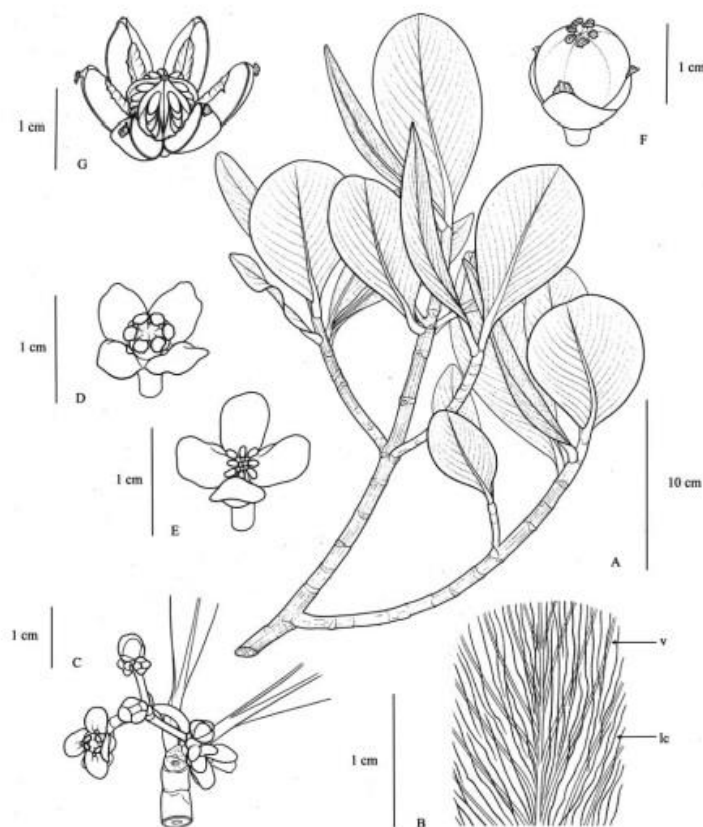
Clusia je velmi početný rod z čeledi Clusiaceae. Rod *Clusia* obsahuje kolem 300-400 druhů, které se vyskytují v neotropické oblasti. Všechny druhy jsou ve vegetativním stavu morfologicky velmi podobné. Jedná se o silně větvené keřovité rostliny s výrazně sukulentními znaky. Mezi tyto znaky patří například tuhé, kožovité listy nebo CAM metabolismus (Lüttge 1999). Rostliny rodu *Clusia* se vyskytují v mnoha životních formách. Jedná se o stromy, keře, epility, epifyty a škrtiče. Často rostou na stanovištích, která jsou chudá na živiny, trpí abiotickým stresem nebo stanoviště silně disturbovaná, například činností člověka (Gustafsson, Winter et al. 2007). Některé druhy tohoto rodu plní důležitou roli v krajině, kdy ve svém okolí vytvářejí příhodnější podmínky pro vyklíčení a růst jiných druhů rostlin (Scarano 2002). Tato vlastnost se v zahraniční literatuře nazývá „nurse plant syndrome“ (Franco and Nobel 1989). Pro rod *Clusia* jsou charakteristické dvoudomé květy. Jako odměnu pro opylovače poskytují květy pyl, nektar nebo pryskyřici (Bittrich and Amaral 1997). Ty druhy rodu *Clusia*, které produkují pryskyřici, jsou často opylovány bezžihadlými včelami patřícími například do skupiny *Euglossini*, *Meliponini* a *Trigonini*. Tyto včely sbírají pryskyřici z květů a používají ji ke stavbě svých hnízd (Mesquita and Franciscon 1995, SdeJ 2001, Martins, Wendt et al. 2007). Mezi další opylovače rodu *Clusia* patří především různé rody včel a ostatního blanokřídlého hmyzu (Hymenoptera), brouci (Coleoptera) nebo mouchy (Diptera)

(Bittrich and Amaral 1996, Martins, Wendt et al. 2007). U druhů, u kterých slouží jako odměna pro opylovače pyl, se vyskytuje jev, kdy pouze květy jednoho pohlaví poskytují opylovačům odměnu (Bittrich and Amaral 1996, Bittrich and Amaral 1997). Tento typ opylování se v zahraniční literatuře nazývá „mistake pollination“ (Bawa 1980). Plodem těchto rostlin je tobolka, která obsahuje semena obalená výrazně zbarveným dužnatým osemením. Tato výrazná semena konzumují ptáci, kteří semena rostlin rodu *Clusia* šíří (Skutch 1980). Vedle generativního množení se u rostlin rodu *Clusia* vyskytuje také vegetativní množení a apomixie (Martins, Wendt et al. 2007).

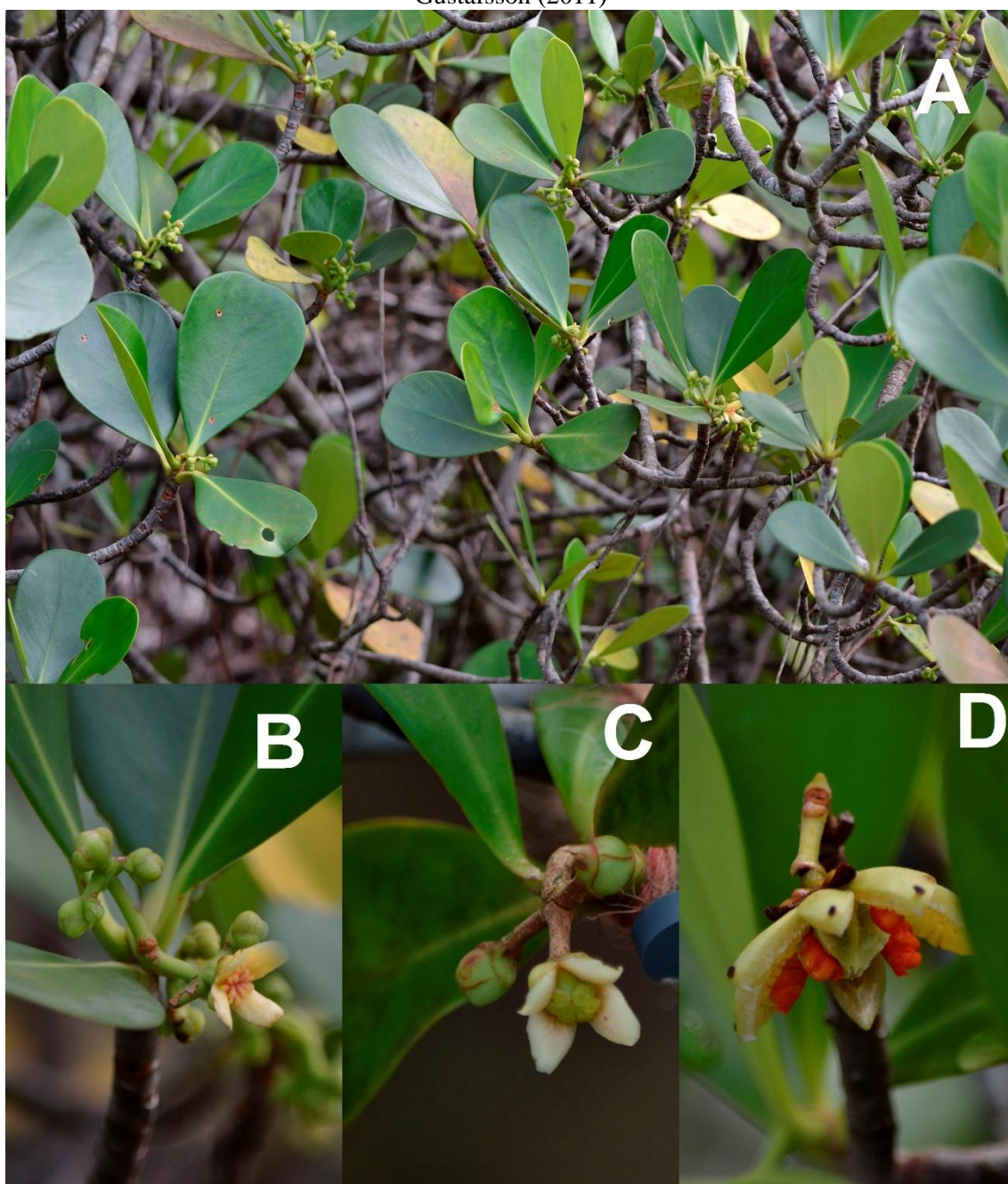
Clusia blattophila M. H. G. Gust. & B. Vlasáková, je poměrně nově popsáný druh, který je prokazatelně dokumentovaný pouze z inselbergu Nouragues a přilehlých skalních výchozů v národní přírodní rezervaci Nouragues v centrální části Francouzské Guyany (4°5'34"N, 52°40'39"W). Dá se předpokládat, že se vyskytuje i na dalších odlehlých skalních výchozech v regionu. Tento druh byl dříve zaměňován s apomiktickým a pouze vzdáleně příbuzným druhem *Clusia minor* (Vlasáková and Gustafsson 2011). Jedná se o epiliticky rostoucí keř nebo malý strom, který dorůstá výšky 1-10 m a tvoří dominantní složku keřovité vegetace tohoto inselbergu (Sarhou 2001). Jednotlivé rostliny se bohatě větví, vytvářejí množství adventivních kořenů a tvoří porosty, ve kterých není možné odlišit jednotlivé genety. Tyto ostrůvky vegetace jsou vzájemně odděleny holou skálou a bohatými porosty endemických epilitických bromélií druhu *Pitcairnia geyskesii* (obrázek číslo 3 a 4), (Sarhou, Kounda-Kiki et al. 2009). *Clusia blattophila* má eliptické, 8,5-14 x 4,5-7 cm velké, tuhé, kožovité listy. Při poranění rostlina produkuje bílý latex, který na vzduchu oxiduje žlutě (obrázek číslo 1 a 2).

Clusia blattophila je dvoudomá rostlina. Nejvíce rostlin kvete v první polovině období sucha. Doba kvetení tedy začíná v polovině července a trvá do listopadu. Samčí rostliny tvoří květenství obsahující 2-16 květů, které dorůstají 8-12 mm a otevírají se večer před setměním a zůstávají otevřeny po dobu jedné noci. Samičí rostliny tvoří květenství obsahující 2-9 květů dorůstajících 5-10 mm (obrázek číslo 2). Samičí květy se také otevírají večer před setměním, ale na rozdíl od samčích květů zůstávají otevřené až do konce následující noci. Květy obou pohlaví mají pouze čtyři bledě žluté okvětní lístky (Vlasáková and Gustafsson 2011). Květy obou pohlaví produkují sekret, který může sloužit jako odměna pro opylovače. Jeho bližší složení však není známo. Samčí květy produkují množství pylových zrn, která také mohou sloužit jako odměna pro opylovače. Květy obou pohlaví produkují vůni, jejíž hlavní složkou je acetoin (Vlasáková, Kalinová

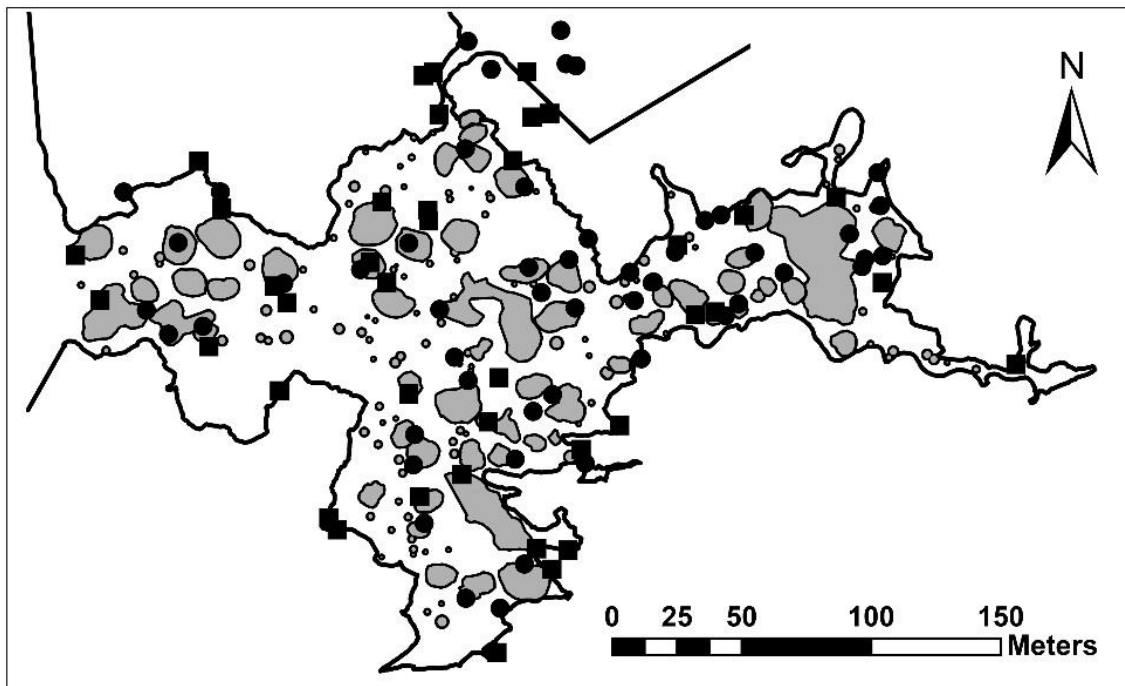
et al. 2008, Vlasáková and Gustafsson 2011). Produkce acetoinu se výrazně liší mezi květy různého pohlaví, kdy samčí květy produkují mnohem více acetoinu než květy samičí (Graf 1). Produkce acetoinu je také závislá na stáří květu, protože samičí květy produkují první noc výrazně více acetoinu než druhou noc kvetení, kdy květy acetoin již téměř neprodukují (Graf 2) (Mitrovský 2013). Acetoin je organická sloučenina, pro kterou je typická máslová vůně. Acetoin přirozeně vzniká během rozkladu organické hmoty a pro svojí máslovou vůni se běžně používá v potravinářství. Acetoin také slouží jako sexuální feromon u některých druhů švábů (Sréng, Leoncini et al. 1999). Právě švábi náležící k druhu *Amazonina platystylata* byli v předchozích letech pozorováni na květech této rostliny. Švábi tohoto druhu mají značný areál rozšíření zahrnující značnou část jižní Ameriky a běžně se vyskytují v ruderalních stanovištích (Vlasáková, Kalinová et al. 2008). V současné době probíhá na katedře zoologie výzkum, jako součást jiné diplomové práce, který se zabývá chemickou signalizací švába *Amazonina platystylata* a významem acetoinu pro tento druh. Mimo jiné je v rámci této práce testována hypotéza, zda u tohoto druhu funguje acetoin jako sexuální feromon. Podobně jako je tomu u druhu *Nauphoeta cinerea* (Sréng, Leoncini et al. 1999).



Obrázek 1: Studovaná rostlina *Clusia Blattophila*. Převzato a upraveno dle Vlasáková a Gustafsson (2011)



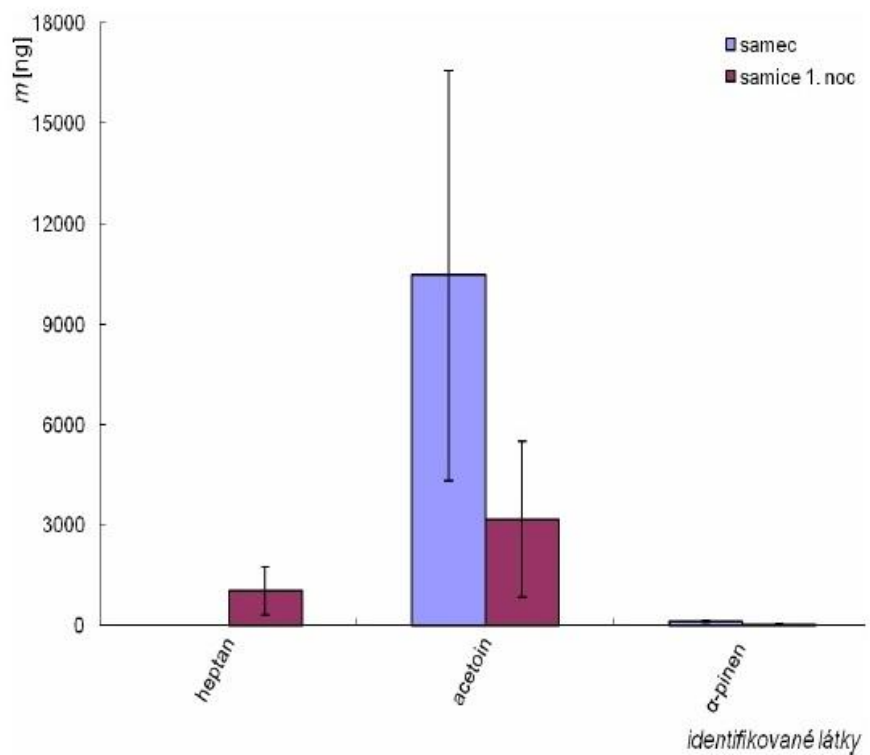
Obrázek 2: Studovaná rostlina *Clusia blattophila*. A: kvetoucí samčí keř,
B: samčí květ, C: samičí květ, D: zralý plod



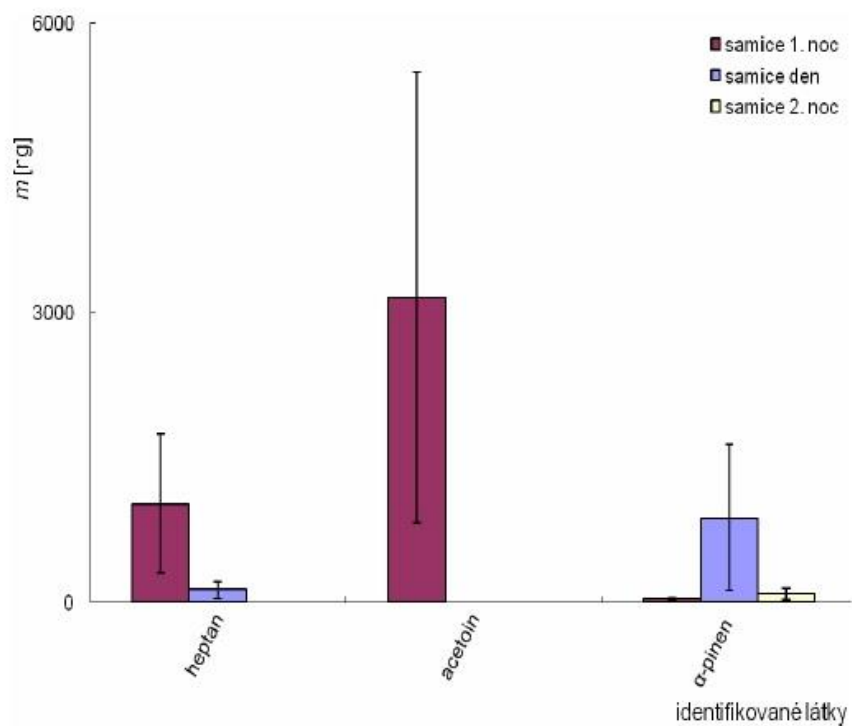
Obrázek 3: Podrobná mapa lokality výskytu rostliny *Clusia blattophila* na inselbergu Nouragues. ● označuje samčí rostliny a ■ označuje samičí rostliny (Vlasáková 2015)



Obrázek 4: Typický pohled na lokalitu výskytu a jednotlivé keře rostliny *Clusia blattophila*



Graf 1: Dominantní složky vůně samčích a samičích květů rostliny *C. blattophila*. Převzato a upraveno dle Mitrovský (2013)



Graf 2: Dominantní složky vůně samičích květů rostliny *C. blattophila* různého stáří. Převzato a upraveno dle Mitrovský (2013)

Dřívější studie ukázaly, že *Clusia blattophila* se množí pouze sexuálně, protože apomixie se u tohoto druhu nevyskytuje a také, že studovaná rostlina není opylována větrem. Na květech byli pozorováni švábi *Amazonina platystylata*, cvrčci, drobné mûry a mravenci patřící k několika rodům. Všechny návštěvy květů proběhly v nočních hodinách, přestože samičí květy jsou otevřeny i v průběhu jednoho dne. Dospělci i nymfy švábů *Amazonina platystylata* byli nejčastějšími návštěvníky květů obou pohlaví. Dále byl dokumentován přenos pylových zrn na tělech švábů, patřících k tomuto druhu. A elektroantenogramy ukázaly, že švábi *Amazonina platystylata* pozitivně reagují na vůni odebranou z květů a na zvyšující se koncentraci acetoinu (Vlasáková, Kalinová et al. 2008).

Plodem této rostliny je pukavá tobolka, která obsahuje průměrně devatenáct semen. Rostliny produkují semena během období sucha po dobu sedmi měsíců. Semena jsou obalena jasně oranžovým osemením. Takto zbarvená semena lákají drobné semenožravé ptáky, kteří je rozšiřují (Vlasáková, Kalinová et al. 2008, Vlasáková and Gustafsson 2011).

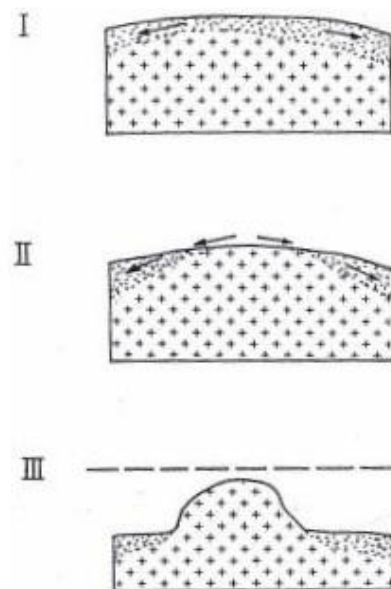
3.3.Studovaná lokalita

3.3.1. Vznik inselbergu a jejich ekologické podmínky

Inselbergy jsou masivní, monolitické, izolované skalní výchozy tvořené těžko erodujícím materiálem jako je například žula nebo rula. Zpravidla se jedná o velmi staré a stabilní skalní formace. Na vzniku inselbergů se podílí zejména vodní eroze (obrázek číslo 5). Proto inselbergy vznikají pouze v místech s vysokým úhrnem ročních srážek a na jejich vzniku se podílí zejména vodní a chemická eroze (Bremer and Sander 2000).

Pro inselbergy jsou typické velmi specifické a extrémní mikroklimatické podmínky. Povrch inselbergu je vystaven přímému slunečnímu záření, což způsobuje výskyt extrémně vysokých teplot, které se v průběhu dne drasticky mění, a extrémně nízké vzdušné vlhkosti, která v průběhu dne značně kolísá. Tropické inselbergy mívají zpravidla tmavou až téměř černou barvu díky mikrobiálním krustám tvořeným převážně sinicemi. Mikrobiální povlaky inselbergů v sušších a chladnějších oblastech jsou tvořeny zejména lišejníky. V případě záměny sinic za lišejníky mají tyto inselbergy světlou barvu. Tmavá barva tropických inselbergů napomáhá výraznému kolísání teplot v průběhu dne. Mikrobiální maty navíc produkují organické kyseliny a napomáhají tak erozi inselbergů. Povrch inselbergu není schopen zadržet dostatečné množství vlhkosti a intenzivní odtok vody způsobuje silnou vodní erozi, která znemožňuje větší akumulaci půdy (Szarzynski 2000, Porembski 2007).

Extrémní mikroklimatické podmínky na inselbergu jsou natolik odlišné od okolního ekosystému, že působí jako efektivní izolační bariéra a způsobují ostrovní charakter tohoto ekosystému (Porembski 2007).



Obrázek 5: Vznik inselbergu vodní erozí (šipky) I. Intenzivně zvětrávaná oblast II. štítovitý inselberg III. kopulovitý inselberg. Převzato a upraveno dle Bremer a Sandler (2000)

3.3.2. Vegetace inselbergů

Pro inselberg je typická mozaikovitá epilitická vegetace, která kopíruje nerovnosti v terénu. Jednotlivé ostrůvky vegetace jsou navzájem odděleny holou skálou (Porembski, Becker et al. 2000). Mikroklimatické podmínky na inselberzích jsou natolik specifické, že se na nich organismy po celém světě vyskytují konvergentně ve specializovaných vegetačních typech a životních formách (Porembski, Seine et al. 1997). Mezi typické vegetační typy vyskytující se na inselberzích patří například mikrobiální krusty tvořené zejména sinicemi a lišejníky, efemerní vlhkomilná vegetace (Droseraceae, Eriocaulaceae, Lentibulariaceae), polštářovité porosty jednoděložných rostlin (Bromeliaceae, Velloziaceae, Cyperaceae, Poaceae) a sukulentní keře (Apocynaceae, Cactaceae, Clusiaceae, Euphorbiaceae). Pro inselberg jsou typické i některé specializované životní formy jako například masožravé (rody *Catopsis* (Bromeliaceae), *Drosera* (Droseraceae), *Genlisea* (Lentibulariaceae) a *Utricularia* (Lentibulariaceae)) nebo vyšší poikilohydrické¹ rostliny (*Borya* (Boryaceae), *Microdracoides* (Cyperaceae), *Selaginella* (Selaginellaceae), *Xerophyta* (Velloziaceae)). Tyto rostliny se adaptovaly na nedostatek vody a živin. Jak vyšší poikilohydrické rostliny, tak masožravé rostliny mají právě na inselberzích centrum druhové diverzity (Porembski, Becker et al. 2000). Pro inselberg je charakteristická facilitace, kdy jednotlivé životní formy umožňují růst jiným životním formám zdejších rostlin. Například polštářovité jednoděložné rostliny umožňují vývoj a růst keřovitých forem (Sarhou, Kounda-Kiki et al. 2009).

3.3.3. Inselberg Nouragues

Inselberg Nouragues se nachází v národní přírodní rezervaci Nouragues v centrální části Francouzské Guyany (4°5'34"N, 52°40'39"W). Jedná se o typický kopulovitý inselberg tvořený žulou a dosahující nadmořské výšky 410 metrů nad mořem (obrázek číslo 6). Inselberg Nouragues vznikl zejména vodní a chemickou erozí. Způsob vzniku udává typické geomorfologické rysy inselbergu jako je například rýhovitý povrch, strmé svahy, ploché oblasti a různé deprese. Povrch inselbergu je pokrytý mikrobiálními povlaky složenými především ze sinic, což dává inselbergu tmavou až téměř černou barvu. Povrch inselbergu je vystaven maximálnímu oslunění, vysoké teplotě, nízké

¹ Poikilohydrie je schopnost některých rostlin přežít úplné vyschnutí a poté opět obnovit svůj metabolismus. Poikilohydrie je běžná u nižších rostlin, zejména mechorostů a řas.

vzdušné vlhkosti a silné erozi. Tyto podmínky se v průběhu dne drasticky mění. Teplota se v průběhu dne pohybuje mezi 18-55°C a povrch inselbergu se kolem poledne může ohřát na více než 75°C. Hodnoty vzdušné vlhkosti se v průběhu dne pohybují mezi 20-100 %. Vysoký úhrn ročních srážek, který v této oblasti dosahuje kolem 3000 milimetrů ročně, způsobuje intenzivní erozi, odplavování půdy a vymývání živin. Půda se na inselbergu vyskytuje pouze v depresích a dalších nerovnostech ve kterých je zadržována kořeny rostoucích rostlin. Její hloubka se pohybuje od jednoho do dvaceti centimetrů. Inselberg Nouragues je obklopen tropickým deštným lesem, což je ekologicky naprosto odlišné prostředí. Tento výrazný rozdíl v ekologických podmínkách slouží jako poměrně efektivní izolační bariéra (Sarhou and Villiers 1998, Sarhou 2001).

Vegetace na inselbergu Nouragues se skládá z množství malých roztroušených ostrůvků bylin a křovin, které jsou vzájemně odděleny holou skálou. Bylinné porosty, které jsou na inselbergu Nouragues dominantní, jsou tvořeny zejména druhem *Pitcairnia geyskesii* a několika druhy čeledi Cyperaceae. Tyto bylinné porosty zpravidla obklopují zdejší keřovité porosty (Sarhou, Kounda-Kiki et al. 2009). Keřovité porosty na inselbergu Nouragues dorůstají nejčastěji výšky 3 – 5 metrů, vzácně mohou dorůst až 8 metrů. Tyto keřovité porosty jsou tvořeny zejména druhem *Clusia blattophila*, který tvoří keřovitou dominantu tohoto inselbergu. Poměrně běžnou součástí keřovitých porostů jsou dále například druhy *Clusia nemorosa* a *Myrcia saxatilis* (Sarhou, Villiers et al. 2003). Ve vlhčích místech rostou sezónně efemérní rostliny, například několik druhů rodu *Utricularia*, *Eriocaulon* nebo *Ipomoea* (Sarhou, Kounda-Kiki et al. 2009, Vlasáková and Gustafsson 2011). Inselberg Nouragues je příkladem blokováného sukcesního stádia, kdy příkrý svah a eroze neumožní rozvoj souvislého lesního porostu (Sarhou, Kounda-Kiki et al. 2009).



Obrázek 6: Inselberg Nouragues a jeho typická vegetace s dominujícím keřem
Clusia blattophila

4. Metodika

4.1. Identifikace návštěvníků květů

V předchozích letech byli určeni všichni návštěvníci květů rostliny *Clusia blattophila*. Mezi tyto návštěvníky patří švábi druhu *Amazonina platystylata*, cvrčci, mravenci a drobné můry. V malé míře se na květech vyskytovali také švábi druhu *Epilampra sodalis* a také různí pavouci (Vlasáková, Kalinová et al. 2008).

Jak již bylo v popisu zkoumaného druhu uvedeno, samčí květy se otevírají za soumraku a zůstávají otevřeny jednu noc. Samičí květy se také otevírají za soumraku, ale zůstávají otevřeny po dobu následujících třiceti šesti hodin. V rámci zjednodušení další práce jsme si rozdělili květy do několika stádií. K tomuto rozdělení došlo na základě pohlaví květu a doby kvetení (tabulka 1).

Tabulka 1: Rozdělení květů do tří stádií na základě doby kvetení a pohlaví květů

	Samičí květy	Samčí květy
První noc (18-6h)	F1	M1
Druhá noc (18-6h)	F2	-

V první řadě bylo ověřeno, zda se spektrum květních návštěvníků nezměnilo. Bylo pořízeno několik desítek hodin nahrávek květů všech stádií. K nahrávání byly použity čtyři videokamery značky SONY (modely Handycam DCR-82, 2x HDR-SR11E a HDR-SR12E) s funkcí IR Nightshot. Tyto kamery poskytly denní i noční videozáznamy v dostatečném rozlišení a zároveň minimalizovaly rušení všech květních návštěvníků díky možnosti nahrávání nočních záznamů v infračerveném světle. Na získaných videozáznamech byli určeni všichni květní návštěvníci podle jejich morfortypu.

Zástupci všech pozorovaných morfortypů byli poté chytáni a usmrceni pro bližší taxonomické určení. Hmyz byl usmrcen ve smrticích nádobkách s malým množstvím buničiny napuštěné ethylacetátem a následně skladován v 50% roztoku ethanolu.

4.2. Určení efektivity opylovacího systému

4.2.1. Kvantitativní charakteristika efektivity opylovacího systému

Kvantitativní charakteristika efektivity opylovacího systému je definována jako frekvence, se kterou se potenciální opylovač na květech vyskytuje, a doba, kterou opylovač na květu stráví (Herrera 1989).

Ke zjištění kvantitativní charakteristiky efektivity pylového přenosu byly nahrávány květy různého stáří a pohlaví. Na květech nebyli v průběhu druhého dne (6-18h) v předchozích letech zaznamenáni žádní návštěvníci. Proto byl pořízen pouze malý počet nahrávek, který posloužil k ověření této informace.

K nahrávání videozáznamů byly použity čtyři videokamery značky SONY s funkcí IR nightshot. Jednalo se o modely SONY DCR-82, HDR-SR11E a HDR-R12E, které byly použity ve voděodolném pouzdře značky Sony SPK-HCD (obrázek 7D). Kamery byly spuštěny vždy těsně před soumrakem, cca v 19 hodin, a nahrávání po dobu celé noci bylo zajištěno výměnou baterií a kontrolou videokamer zhruba po šesti hodinách nahrávání, cca ve 24 hodin. Všechna pozorování, která nebyla nahrávána po dobu celé noci nebo nebyla dostatečně kvalitní, byla odstraněna. Snížená kvalita některých videozáznamů byla způsobena zejména zhoršenými klimatickými podmínkami, jako byl například silný déšť či silný vítr.

Celkem bylo pořízeno čtyřicet jedna pozorování, což odpovídá zhruba čtyřistapadesáti hodinám videozáznamů. Patnáct pozorování bylo pořízeno na samčích květech první noc jejich kvetení, čtrnáct pozorování na samičích květech první noc jejich kvetení a dvanáct pozorování na samičích květech druhou noc jejich kvetení. Všechny květy samičích rostlin nahrávané až druhou noc jejich kvetení byly předchozí noc zakryty jemnou textilií. Tím bylo zamezeno přenosu pylových zrn v době, kdy nebyl květ nahráván. Tyto videozáznamy byly vyhodnoceny pomocí programu VLC-player, který umožnil vyhodnocování videozáznamů při až čtyřnásobném zrychlení bez snížení kvality záznamu. Při vyhodnocování videozáznamů bylo zaznamenáváno číslo záznamu, druh potenciálního opylovače, přesný čas příchodu na fertilní část květu (blizny nebo tyčinky) a doba, kterou zde strávil.

4.2.2. Kvalitativní charakteristika efektivity opylovacího systému

4.2.2.1. Počet pylových zrn na květech

Kvalitativní charakteristika efektivity opylovacího systému je definována počtem životaschopných pylových zrn téhož rostlinného druhu, které opylovač přenesou na bliznu (Herrera 1987).

Za účelem zjištění, kolik pylových zrn přenesou na květy jednotlivé druhy opylovačů, bylo spočítáno množství klíčících pylových zrn na květech, které byly porovnány s návštěvností květů jednotlivými druhy návštěvníků květů, a dobou, kterou zde strávili. Sbírány byly všechny samičí květy různého stáří, které byly předchozí noc nahrávány. Květy, které byly nahrávány během druhé noci kvetení, byly předchozí noc obaleny textilií, která zamezila přístupu všech květních návštěvníků a veškerému pylovému přenosu během první noci kvetení. Květy byly následně uchovány v konzervačním roztoku FAA (směs 70% ethanolu, ledové kyseliny octové a 38% formaldehydu v poměru 7:2:1). Květy ani jiné části rostlin rodu *Clusia* nemohou být uchovávány v roztoku ethanolu. Ethanol společně s latexem, který je v tkáních rostlin rodu *Clusia* hojně obsažen, tvoří hnědou rosolovitou hmotu, která znehodnocuje rostlinné vzorky a znemožňuje jejich další zpracování.

V laboratorních podmínkách byly z květů vypreparovány blizny, jejichž tkáň byly následně rozrušeny působením 1M roztoku NaOH po dobu 30-40 minut. Blizny byly následně minimálně třikrát promyty destilovanou vodou a barveny roztokem 0,05M anilinové modři, připravené v 0,1 M roztoku KH_2PO_4 , minimálně 90 minut. Blizny byly poté umístěny na podložní sklíčko do kapky 50% glycerolu a pomocí krycího sklíčka z nich byl vytvořen roztlačový preparát. Takto připravené preparáty byly vyhodnoceny ve fluorescenčním mikroskopu s UV-2A filtr-cube (obrázek 7E a 7F). Na jednotlivých bliznách byla spočítána pouze klíčící pylová zrna, což umožnilo počítat pouze životaschopná pylová zrna náležící studovanému druhu. Metodika byla převzata a upravena dle Castro, Silviera a kolektiv (2008).

4.2.2.2. Počet pylových zrn na květních návštěvnících

Další možností, jak zjistit kvalitativní charakteristiku opylovacího systému, je spočítat množství pylových zrn přímo na jednotlivých opylovačích. Za tímto účelem byli sbíráni zástupci jednotlivých druhů opylovačů na rostlinách a květech obou pohlaví a všech stádií. Tento hmyz byl poté usmrčen ve lahvičce s malým množstvím ethylacetátu na kousku buničiny. Usmrcení jedinci byli poté umístěni jednotlivě do zkumavek s 95% ethanolem.

V laboratorních podmínkách byly zkumavky s jedinci hmyzu umístěny do ultrazvukové čističky po dobu 18 minut. Tím bylo docíleno uvolnění pylových zrn do roztoku ethanolu. Jedinci hmyzu byli následně vyjmuti na hodinové sklo. Roztok ethanolu, který měl obsahovat pylová zrna z jedince hmyzu, byl přefiltrován přes membránový filtr Pragopor 6 (průměr 24 mm, velikost pórů 0,4), který byl předem namočen do 95% ethanolu. Jedinci hmyzu na hodinovém skle i prázdná zkumavka byli vypláchnuti malým množstvím 95% ethanolu, aby došlo k omytí zbylých pylových zrn. Tento roztok ethanolu byl také přefiltrován přes tentýž membránový filtr. Membránový filtr byl poté umístěn na podložní sklíčko a na preparát byla umístěna kapka roztoku bazického fuchsinu (glycerol, 95% ethanol a destilovaná voda v poměru 1:2:3 a takové množství bazického fuchsinu, které dalo vzniknout roztoku transparentní vínové barvy). Preparát byl poté přiklopen krycím sklem a vyhodnocen v mikroskopu Olympus BX60 při zvětšení 10x10. V preparátech byla počítána pylová zrna rostliny *Clusia blattophila*, která se nabarvila na jasně růžovo. Metodika byla převzata a upravena dle Barfod, Burholt a kolektiv (2003).

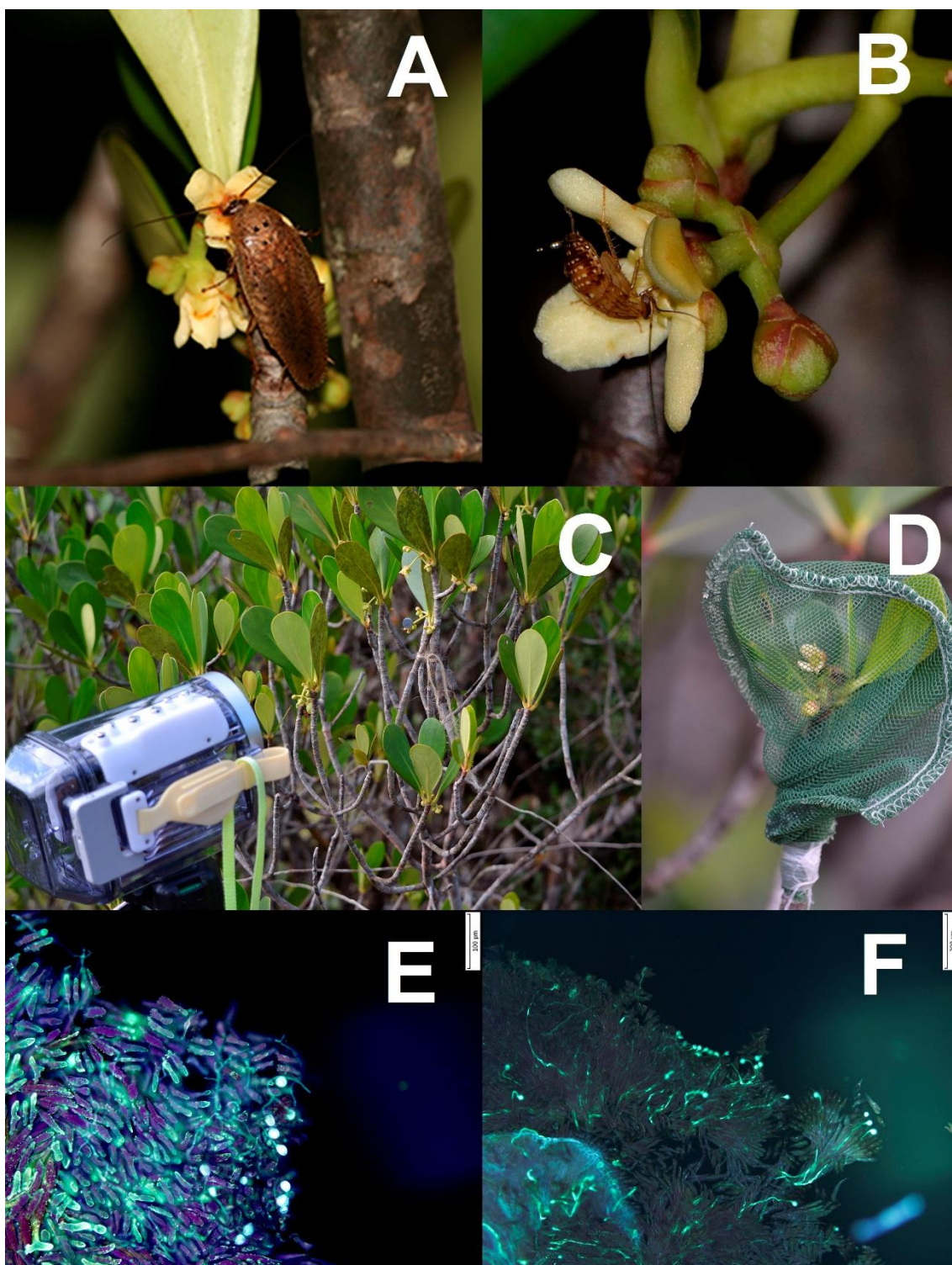
Jedinci hmyzu na hodinovém skle byli blíže určeni. Bylo určeno pohlaví dospělých švábů druhu *Amazonina platystylata*, byla změřena délka jejich nymf a drobní zástupci z čeledi dvoukřídlí byli zasláni k bližší klasifikaci.

4.2.2.3. Experimentální vyloučení některých návštěvníků

Další možnost jak zjistit, kolik pylových zrn přenášejí jednotlivé druhy květních návštěvníků, je provést pokus, při kterém dojde k zamezení přístupu některých květních návštěvníků ke květu a následné spočítání přesného počtu klíčících pylových zrn na bliznách. Při tomto pokusu bylo zamezeno přístupu větších květních návštěvníků

ke květu použitím sítí s oky ve velikostech 1,5, 2,5 a 4 mm, kterými byly obaleny samičí květy. Takto ošetřené květy byly exponovány po dobu obou nocí kvetení. Tyto sítě měly zamezit přístupu švábů a cvrčků, což jsou jediní pravidelní návštěvníci květů studované rostliny dorůstající větší velikosti. Sítinky byly ke kvetoucím větvím upevněny pomocí parafilmu, který se snadno připevňuje i odstraňuje, je bez zápachu a květním návštěvníkům znemožní jinou cestu ke květu, než přes oka sítinky. Bylo pořízeno několik desítek hodin videozáznamů za účelem ověření, zda síťka zpřístupní květ pouze menším návštěvníkům květů. Tento údaj byl ověřen pouze u sítí s oky 1,5 mm, které byly k provedení tohoto pokusu nakonec použity (obrázek 7D).

Květy byly po druhé noci kvetení sebrány za účelem spočítání klíčících pylových zrn na jejich bliznách. Sebrané květy byly ošetřeny a vyhodnoceny stejně jako květy v předchozí kapitole: 4.2.2.1 Počet pylových zrn na květech.



Obrázek 7: A: šváb *Epilampra sodalis* na květu studované rostliny, B: nymfa švába *Amazonina platystylata*, C: nahrávání samčí rostliny *Clusia blattophila*, D: květ připravený na experimentální vyloučení květních návštěvníků, E a F: klíčící pyl na bliznách studované rostliny, preparáty připraveny dle použité metodiky

5. Analýza dat

Data byla analyzována pomocí programu STATISTICA 10 a R 2.13.2. Hladina průkaznosti byla pro všechny testy stanovena jako $P \leq 0,05$.

Délka návštěvy květu byla zlogaritmována za účelem dosažení normality dat. Následně byla délka návštěvy analyzována pomocí analýzy rozptylu (ANOVA) a stabilita rozptylu byla testována F testem. Normálnímu rozdělení neodpovídal počet návštěvníků na květech, počet klíčících pylových zrn na květech a počet pylových zrn na hmyzu. Charakter těchto dat odpovídal quasi-poissonovskému rozdělení. Proto byla tato data analyzována pomocí quasi-poissonovské regrese a stabilita rozptylu byla testována F testem.

Jednotlivé testy:

1) Počet návštěvníků na květech.

Závislá proměnná je počet návštěv za noc a vysvětlující proměnné jsou druh návštěvníka, stáří a pohlaví květu a číslo pozorování. Model měl hierarchické uspořádání.

2) Délka jednotlivých návštěv květů.

Závislá proměnná je délka jednotlivých návštěv a vysvětlující proměnné jsou druh návštěvníka, stáří a pohlaví květu a číslo pozorování. Model měl hierarchické uspořádání.

3) Počet klíčících pylových zrn na květech.

Závislá proměnná je počet klíčících pylových zrn a vysvětlující proměnná je stáří a pohlaví květu.

4) Závislost počtu klíčících pylových zrn na květech a počtu návštěv.

Závislá proměnná je počet klíčících pylových zrn na květu a vysvětlující proměnné jsou počty návštěv cvrčků (Gryllidae), švábů druhu *Amazonina platystylata* a dvoukřídlého hmyzu (Diptera) na květech studované rostliny.

- 5) Závislost počtu klíčících pylových zrn na květech a délky jednotlivých návštěv.

Závislá proměnná je počet klíčících pylových zrn na květu a vysvětlující proměnné jsou délky návštěv cvrčků (Gryllidae), švábů druhu *Amazonina platystylata* a dvoukřídlého hmyzu (Diptera) na květech studované rostliny.

- 6) Počet pylových zrn na hmyzu.

Závislá proměnná je počet pylových zrn a vysvětlující proměnné jsou druh návštěvníka a stáří a pohlaví květu.

- 7) Experimentální vyloučení některých květních návštěvníků

Závislá proměnná je počet klíčících pylových zrn na květu a vysvětlující proměnná je typ ošetření.

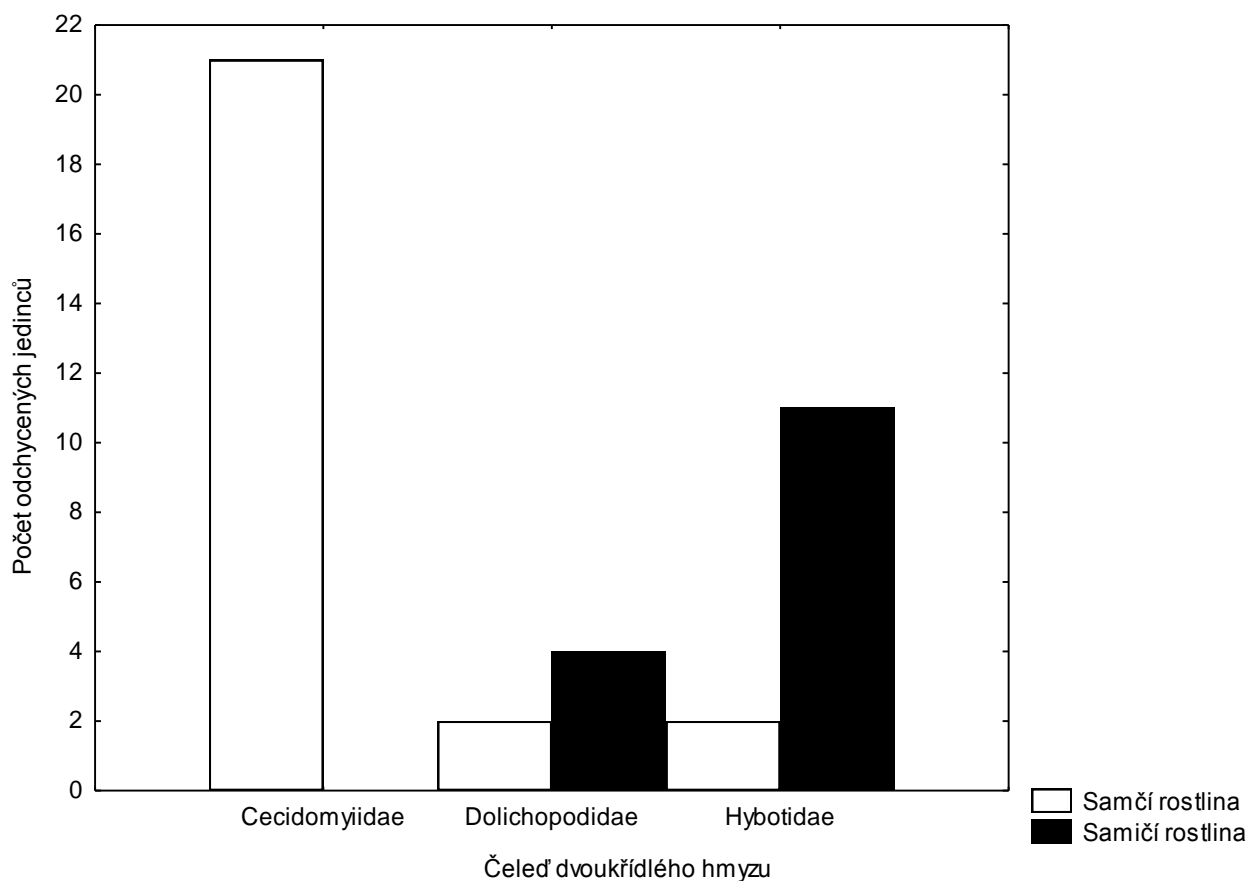
6. Výsledky

6.1. Identifikace návštěvníků květů

Ze získaných videozáznamů je patrné, že se na květech studovaného druhu vyskytuje pouze omezený počet morfotypů hmyzu. Mezi pozorované morfotypy patří dva druhy švábů, cvrčci, mravenci, drobný dvoukřídlý hmyz, pavouci a štíři. Jednotlivé morfotypy byly odchytávány z květů a kvetoucích rostlin obou pohlaví. Usmrcený hmyz byl poté určen, případně zaslán k určení odborníkům.

Dva druhy švábů navštěvující květy *C. blattophila* patří k druhům *Amazonina platystylata* a *Epilampra sodalis*. Cvrčci (Gryllidae) náleží k množství blíže neidentifikovatelných druhů. Mravenci patří k druhům *Pheidole sp.*, *Crematogaster sp.* a *Campanotus sp.* Dvoukřídlý hmyz, který se vyskytuje na květech studované rostliny, patří nejčastěji k čeledím Hybotidae, Cecidomyiidae, Dolichopodidae. Ze získaných jedinců dvoukřídleho hmyzu je patrná variabilita v druhovém složení mezi květy a rostlinami obou pohlaví. Přičemž zástupci čeledi Cecidomyiidae byli odchyceni pouze na samčích květech a samčích kvetoucích rostlinách. Tato variabilita je znázorněna na grafu číslo 2. Pavoukovci, kteří se vyskytují na květech, patří k množství různých druhů, které nebyly blíže identifikovány. Květní návštěvníci jsou zobrazeni na obrázcích číslo 7 a 8.

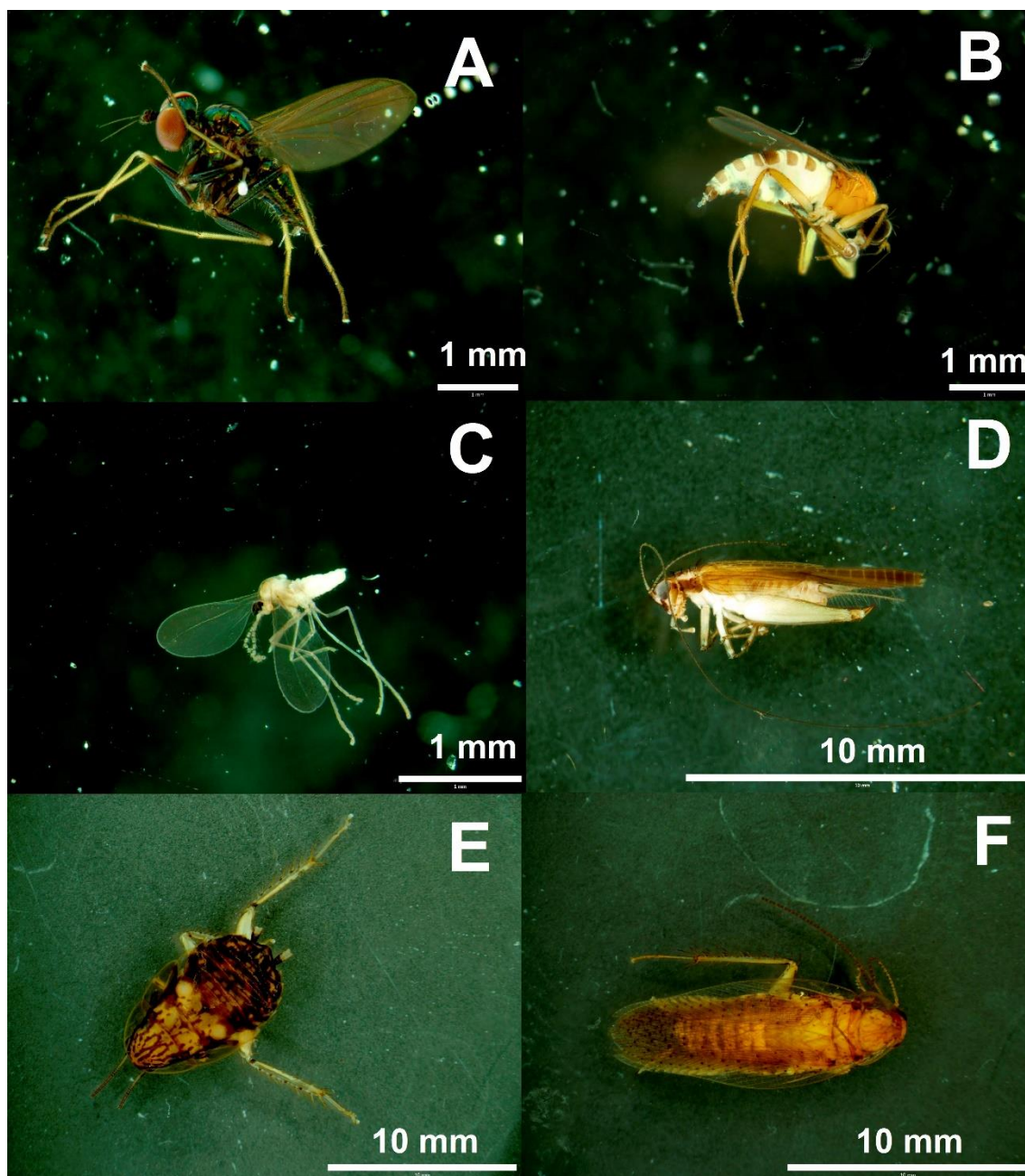
Všechny morfotypy pozorované na květech studované rostliny a jejich bližší taxonomické určení jsou zobrazeny v tabulce číslo 2. Frekvence návštěv všech pavoukoců a švábů druhu *Epilampra sodalis* byla extrémně nízká. Pro zjednodušení další práce byli tito návštěvníci sdruženi do kategorie ostatní.



Graf 3: Druhové složení dvoukřídleho hmyzu odchyceného na samčích a samičích květech a rostlinách.

Tabulka 2: Seznam pozorovaných morfotypů a jejich bližší taxonomické určení

Morfotyp	Bližší taxonomické určení
Šváb A	<i>Amazonina platystylata</i>
Šváb B	<i>Epilampra sodalis</i>
Cvrček	Gryllidae
Mravenec	Druhy <i>Pheidole</i> sp., <i>Crematogaster</i> sp. a <i>Campanotus</i> sp.
Dvoukřídlý hmyz	Z čeledí Hybotidae, Cecidomyiidae, Dolichopodidae
Pavoukovci	Blíže neidentifikované druhy pavouků a štírů



Obrázek 8: Vybraní návštěvníci květů *Clusia blattophila*. A: Dolichopodidae, B: Hybotidae, C: Cecidomyiidae, D: blíže neurčený druh cvrčka (Gryllidae), E: nymfa švába druhu *Amazonina platystylata*, F: Dospělec švába druhu *Amazonina platystylata*

6.2. Určení efektivity opylovacího systému

6.2.1. Kvantitativní charakteristika efektivity opylovacího systému

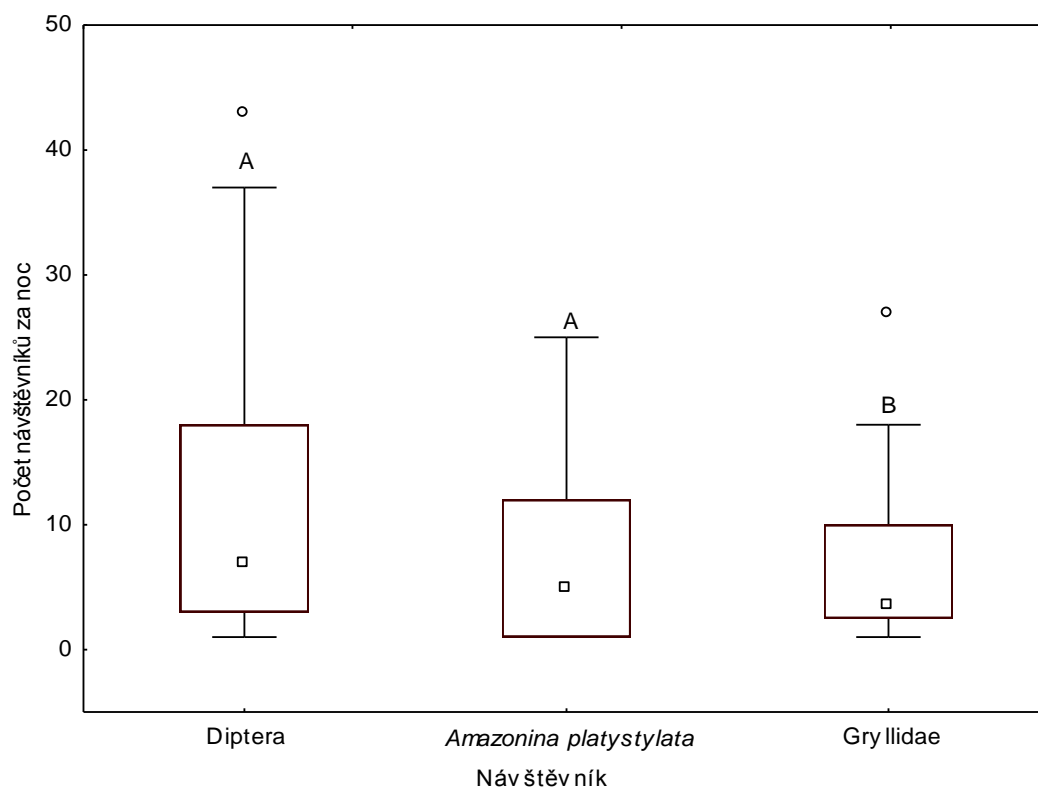
Na počet návštěvníků za noc měl prokazatelný vliv druh návštěvníka, $P < 0,001$. Stejně jako stáří a pohlaví květu, $P < 0,001$. Počet dvoukřídleho hmyzu a švábů, kteří byli v kontaktu s fertilními částmi květu během pozorování, se průkazně nelišil. Počet cvrčků na květech byl však průkazně nižší než počet dvoukřídleho hmyzu a švábů druhu *Amazonina platystylata*. Výsledky jsou zobrazeny na grafu číslo 4. Nejvíce jedinců hmyzu navštívilo samčí květy, signifikantně menší množství návštěv měly samičí květy kvetoucí první noc a samičí květy kvetoucí druhou noc měly průkazně menší návštěvnost než předchozí dva typy květů. Výsledky jsou zobrazeny na grafu číslo 5. Na počet návštěvníků nemělo signifikantní vliv pozorování ani interakce proměnných druh návštěvníka a stáří a pohlaví květu. Výsledky jsou zobrazeny v tabulce číslo 3 a 4.

Tabulka 3: Počet návštěv květu za noc jednotlivými skupinami hmyzu

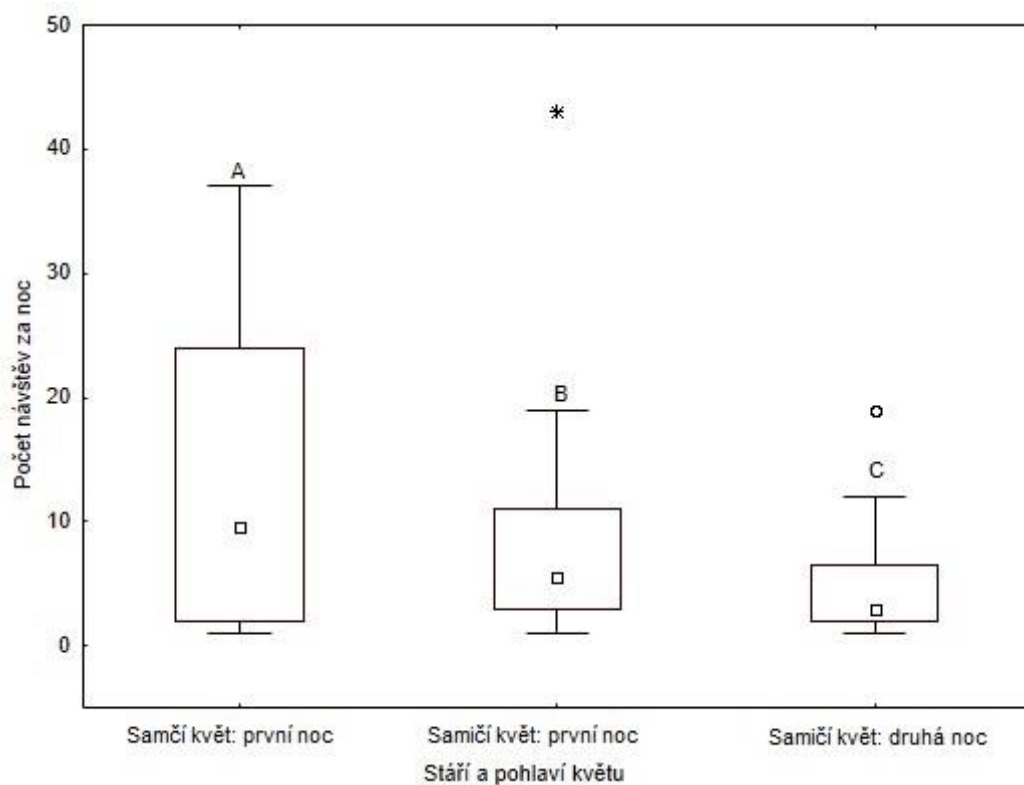
Návštěvník	N	Průměr	Minimum	Maximum	Směrodatná odchylka
<i>Amazonina platystylata</i>	41	7,44	0	86	16,42
Diptera	41	11,83	0	80	17,65
Gryllidae	41	3,27	0	27	5,66
Mravenci	41	4,71	0	40	10,08
Ostatní	41	0,29	0	5	0,9

Tabulka 4: Vliv vybraných faktorů na počet návštěvníků květů za noc

Stáří a pohlaví květu	Df=2	F=13,28	P<0,001
Návštěvník	Df=2	F=9,66	P<0,001
Pozorování	Df=37	F=1,17	P=0,28
Návštěvník * Stáří a pohlaví květu	Df=4	F=1,87	P=0,12
Residuály	Df=74		



Graf 4: Počty jednotlivých návštěvníků květů za noc. Stejná písmena označují neprůkazný rozdíl mezi proměnnými.



Graf 5: Počty návštěvníků na květech různého stáří a pohlaví. Stejná písmena označují neprůkazný rozdíl mezi proměnnými.

Na délku návštěvy měl prokazatelný vliv druh návštěvníka květu ($P < 0,001$), pozorování ($P < 0,001$) a interakce proměnných druh návštěvníka květu a stáří a pohlaví květu ($P < 0,001$). Délka návštěvy se průkazně nelišila v závislosti na stáří a pohlaví květu. Výsledky jsou zobrazeny v tabulce číslo 5 a 6 a na grafu číslo 6.

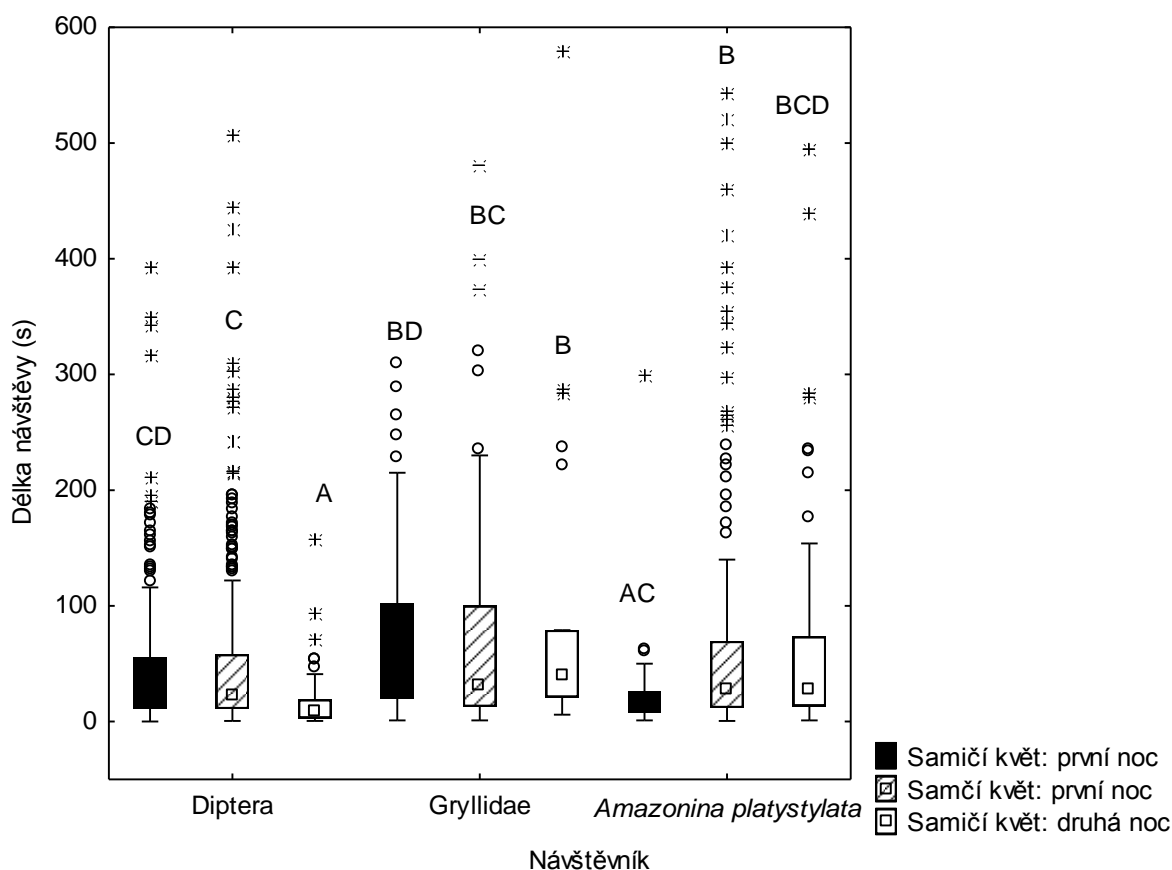
Tabulka 5: Délka návštěvy jednotlivými skupinami hmyzu (s)

Návštěvník	N	Průměr	Minimum	Maximum	Směrodatná odchylka
<i>Amazonina platystylata</i>	318	70,75	0,50	986,00	124,74
Diptera	489	49,26	0,00	506,00	71,85
Gryllidae	134	91,25	1,00	872,00	133,18
Mravenci	199	24,04	0,50	587,00	55,01
Ostatní	12	19,25	1,00	97,00	27,94

Tabulka 6: Vliv vybraných faktorů na délku návštěvy květů (s)

Stáří a pohlaví květu	Df=2	F=5,18	P=0,2
Návštěvník	Df=2	F=9,77	P<0,001
Pozorování	Df=42	F=5,18	P<0,001
Návštěvník * Stáří a pohlaví květu	Df=4	F=8,84	P<0,001
Residuály	Df=954		

Tabulka 7: Porovnání délky návštěvy mezi jednotlivými skupinami návštěvníků květů



Graf 6: Vliv vybraných faktorů na délku návštěvy. Hodnoty v grafu nejsou, na rozdíl od statistické analýzy, zlogaritmovány. Stejná písmena označují neprůkazný rozdíl mezi proměnnými.

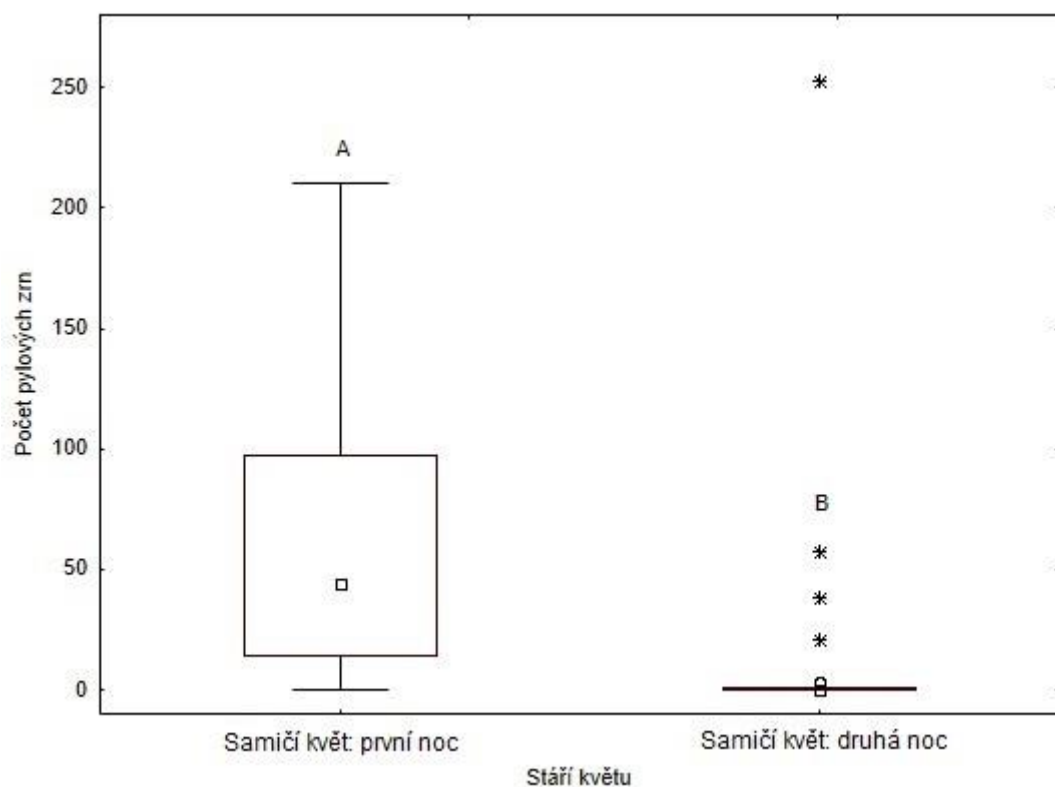
6.2.2. Kvalitativní charakteristika efektivity opylovacího systému

6.2.2.1. Počet klíčících pylových zrn na květech

Byl porovnán počet klíčících pylových zrn na samičích květech různého stáří. Bylo zjištěno, že na samičích květech, které byly zpřístupněny všem návštěvníkům během první noci kvetení, se nachází signifikantně více klíčících pylových zrn než na květech, které byly zpřístupněny všem návštěvníkům pouze během druhé noci kvetení ($F_{2,88}=6,09$, $P=0,059$). Výsledky jsou znázorněny na grafu číslo 7.

Dále byl porovnán počet klíčících pylových zrn na květech s počtem návštěvníků náležících k jednotlivým skupinám hmyzu a délkou jejich návštěv. Tyto výsledky jsou

zobrazeny v tabulkách číslo 8, 9, 10 a 11. Z výsledků vyplývá, že počet opylovačů ($P=0,02$) i délka jejich návštěvy ($P=0,018$) mají prokazatelný vliv na počet klíčících pylových zrn na květech. Avšak pouze počet švábů, kteří se vyskytovali na květech předchozí noc ($P=0,005$), má průkazný vliv na počet klíčících pylových zrn na květech. Počet cvrčků ($P=0,135$) a počet dvoukřídleho hmyzu ($P=0,096$) nemá prokazatelný vliv na počet klíčících pylových zrn na květech. Podobné jsou výsledky závislosti délky návštěvy na počtu klíčících pylových zrn na květech, kdy pouze doba, kterou na květu strávili švábi, má prokazatelný vliv na počet klíčících pylových zrn na květu ($P=0,003$). Doba, kterou na květu strávili cvrčci ($P=0,893$) a dvoukřídle hmyz ($P=0,063$), nemá na počet klíčících pylových zrn na květech prokazatelný vliv.



Graf 7: Počet klíčících pylových zrn na samičích květech různého stáří

Tabulka 8: Vztah počtu klíčících pylových zrn na květech a počtu návštěv květu

Návštěvník	Df=1	F=6,53	P=0,02
Residuály	Df=17		

Tabulka 9: Vztah počtu klíčících pylových zrn na květech a počtu návštěv jednotlivých skupin návštěvníků květů

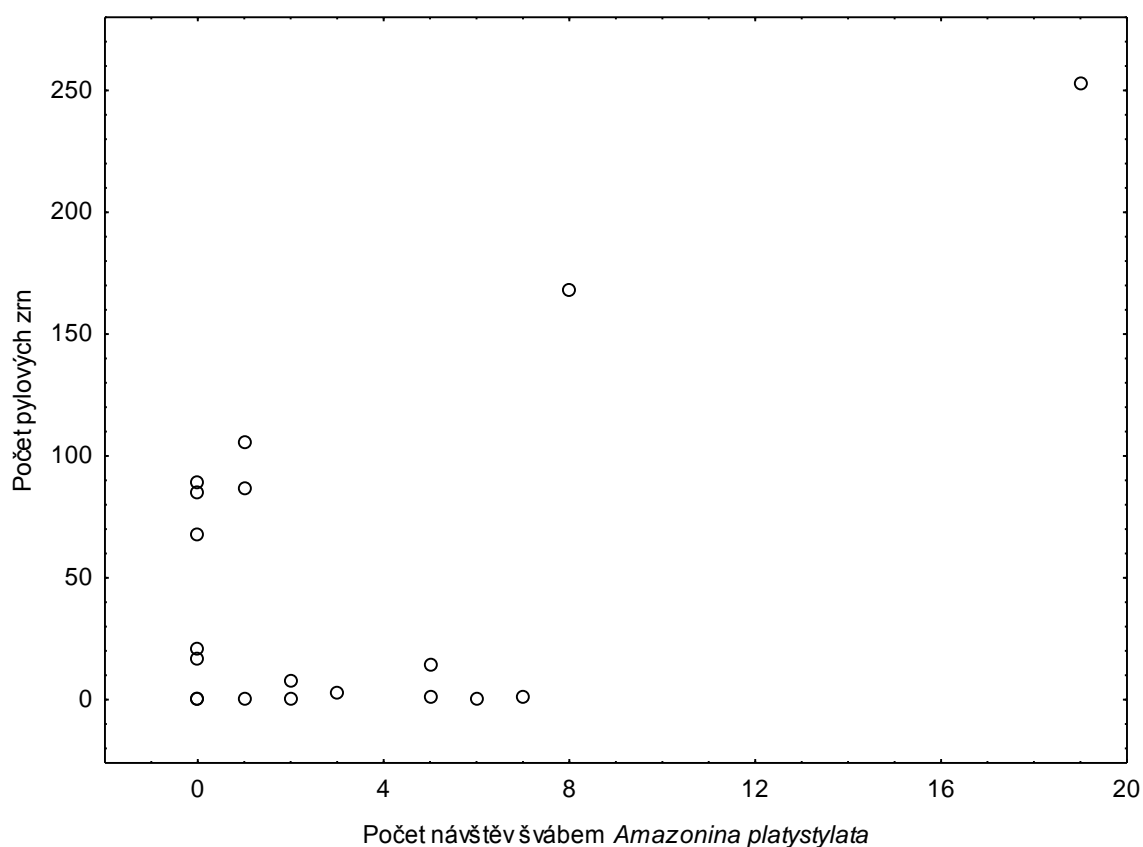
Cvrček	Df=1	F=2,5	P=0,135
Diptera	Df=1	F=3,16	P=0,096
<i>Amazonina platystylata</i>	Df=1	F=10,56	P=0,005
Residuály	Df=17		

Tabulka 10: Vztah počtu klíčících pylových zrn na květech a průměrné délky návštěv květů

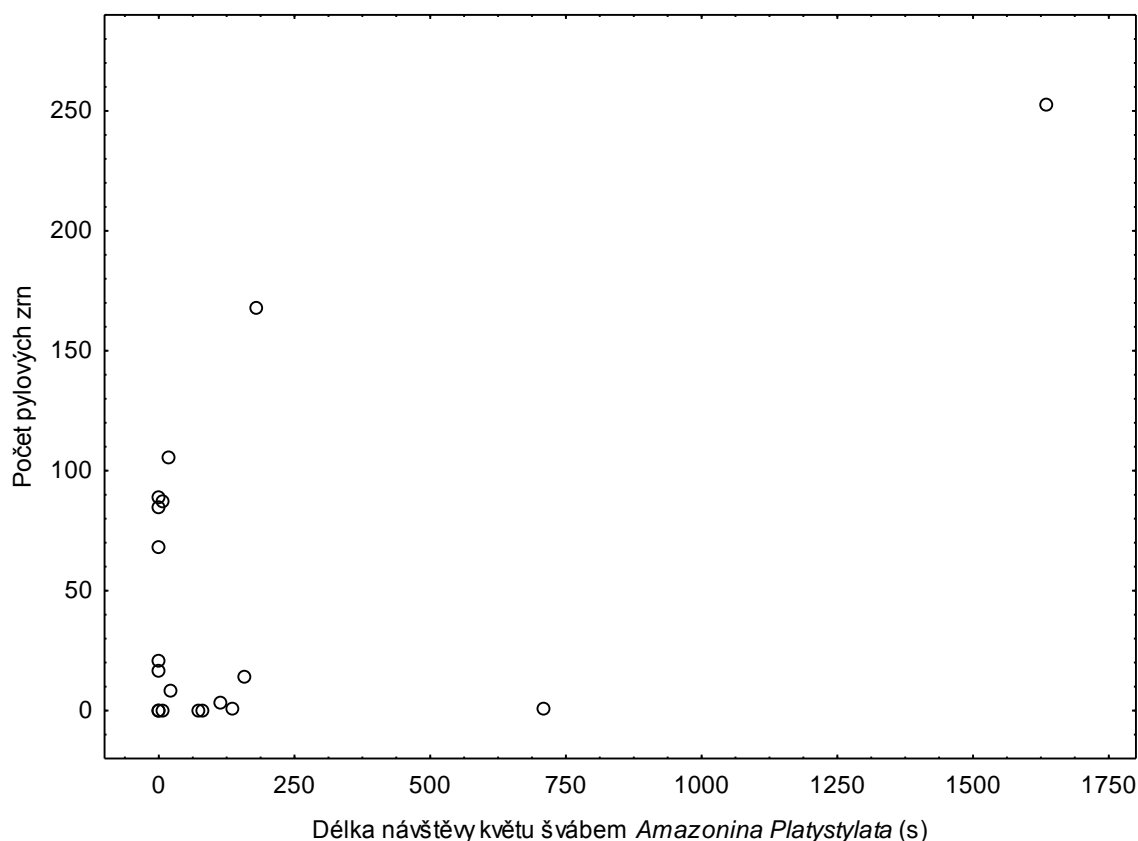
Návštěvník	Df=1	F=6,87	P=0,018
Residuály	Df=17		

Tabulka 11: Vztah počtu klíčících pylových zrn na květech a průměrné délky návštěvy jednotlivými skupinami hmyzu

Cvrček	Df=1	F=0,02	P=0,893
Diptera	Df=1	F=4,03	P=0,063
<i>Amazoniny platystylata</i>	Df=1	F=12,92	P=0,003
Residuály	Df=17		

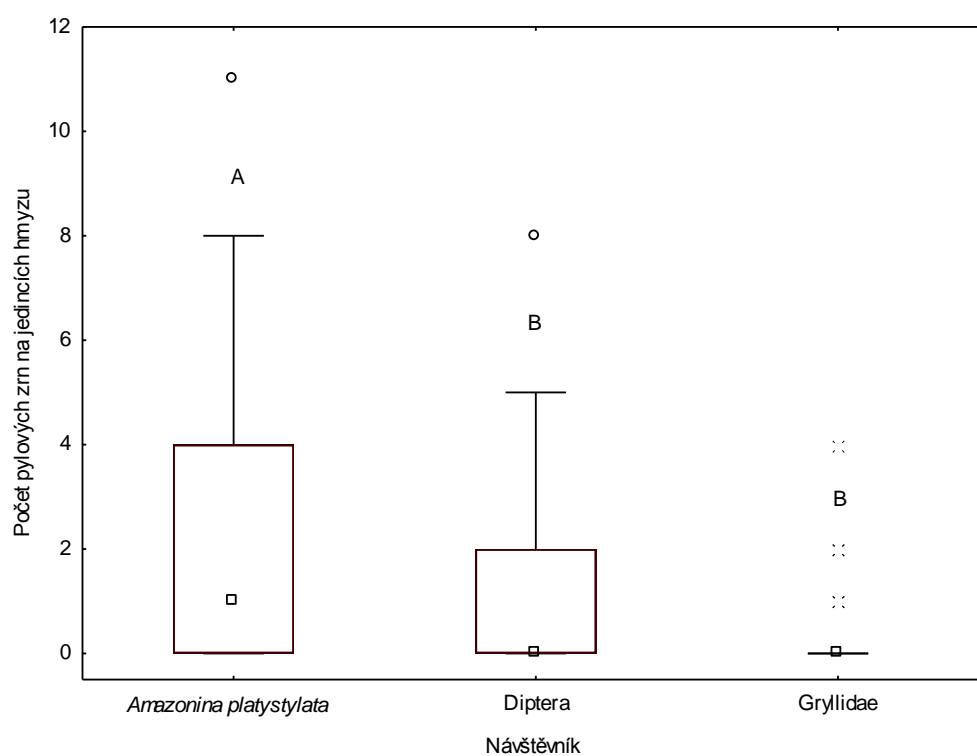


Graf 8: Vztah mezi počtem klíčících pylových zrn na květech a počtem návštěv švábem druhu *Amazonina platystylata*

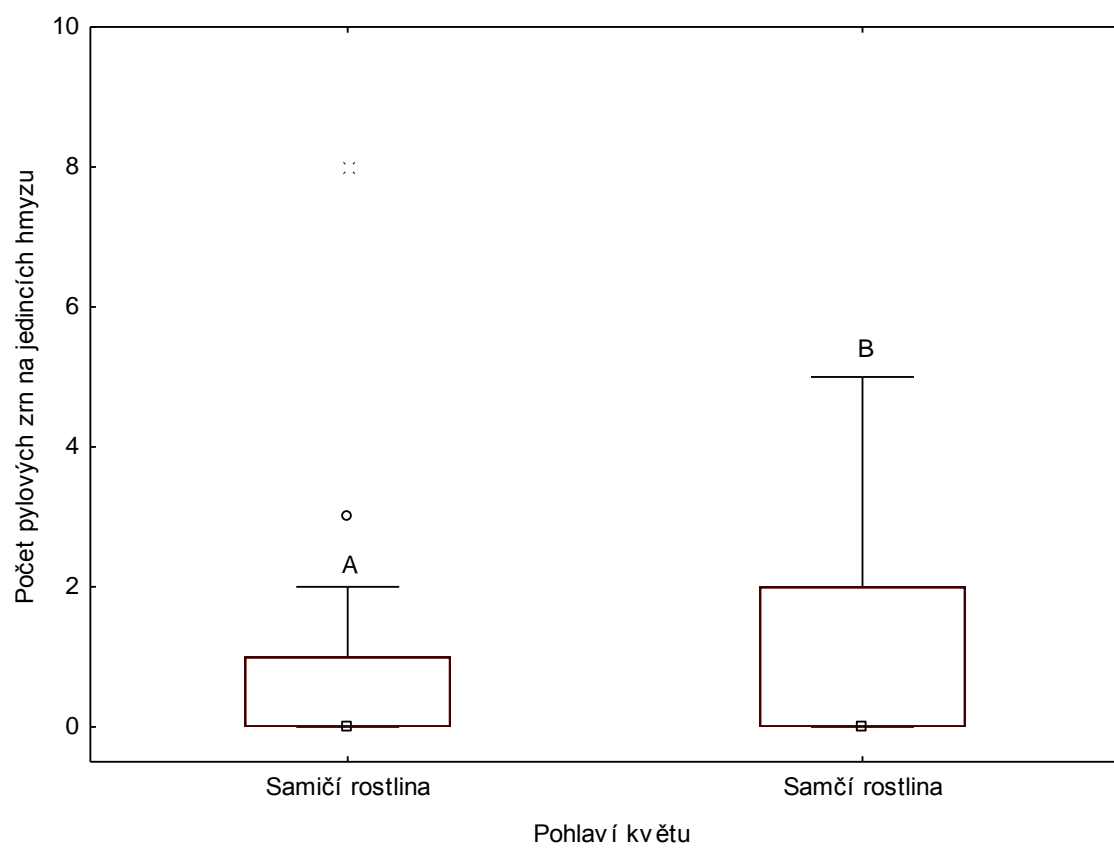


Tabulka 12: Vliv vybraných faktorů na počet pylových zrn na jedincích hmyzu

Druh návštěvníka	Df=3	F=35,89	P<0,001
Pohlaví rostliny	Df=1	F=138,2	P<0,001
Návštěvník * pohlaví	Df=3	F=3,25	P=0,023
Residualy	Df=162		



Graf 10: Pyl na tělech hmyzu sbíraného na rostlinách obou pohlaví



Graf 11: Rozdíl počtu pylových zrn na tělech hmyzu ze samčích a samičích rostlin

Tabulka 13: Množství pylových zrn na různých návštěvnících květů *C. blattophila*. Zkratka NA označuje návštěvníky květů, kteří nebyli odchytáváni.

Návštěvník	Pohlaví navštívených květů	Samičí rostliny		
		N	Průměr ± SE počtu pylu	N jedinců nesoucích pyl (%)
<i>A. platystylata</i>	M, F	59	0.63 ±0.85	45.76
Dolichopodidae sp. (Diptera)	M, F	4	0.75 ±0.96	50.00
Hybotidae sp. (Diptera)	M, F	11	1.55 ±2.34	63.64
Cecidomyiidae sp. (Diptera)	M	0	-	-
Gryllidae spp. (Orthoptera)	M, F	27	0.15 ±0.46	11.11
Collembola sp.	M	0	-	-
Hemiptera sp.	F	2	0.00	0.00
Nematocera sp.	M	0	-	-
Formicidae spp. (Hymenoptera)	M, F	NA		
Arachnida spp.	M, F	NA		
<i>Epilampra sodalis</i> (Blattodea)	M	NA		
Návštěvník	Pohlaví navštívených květů	Samčí rostliny		
		N	Průměr ± SE počtu pylu	N jedinců nesoucích pyl (%)
<i>A. platystylata</i>	M, F	27	31.96 ± 39.07	92.59
Dolichopodidae sp. (Diptera)	M, F	2	1.00 ±1.41	50.00
Hybotidae sp. (Diptera)	M, F	2	1.50 ±0.71	100.00
Cecidomyiidae sp. (Diptera)	M	20	1.55 ±4.68	30.00
Gryllidae spp. (Orthoptera)	M, F	4	1.50 ±1.91	50.00
Collembola sp.	M	1	0.00	0.00
Hemiptera sp.	F	0	-	-
Nematocera sp.	M	1	2.00	100.00
Formicidae spp. (Hymenoptera)	M, F	NA		
Arachnida spp.	M, F	NA		
<i>Epilampra sodalis</i> (Blattodea)	M	NA		

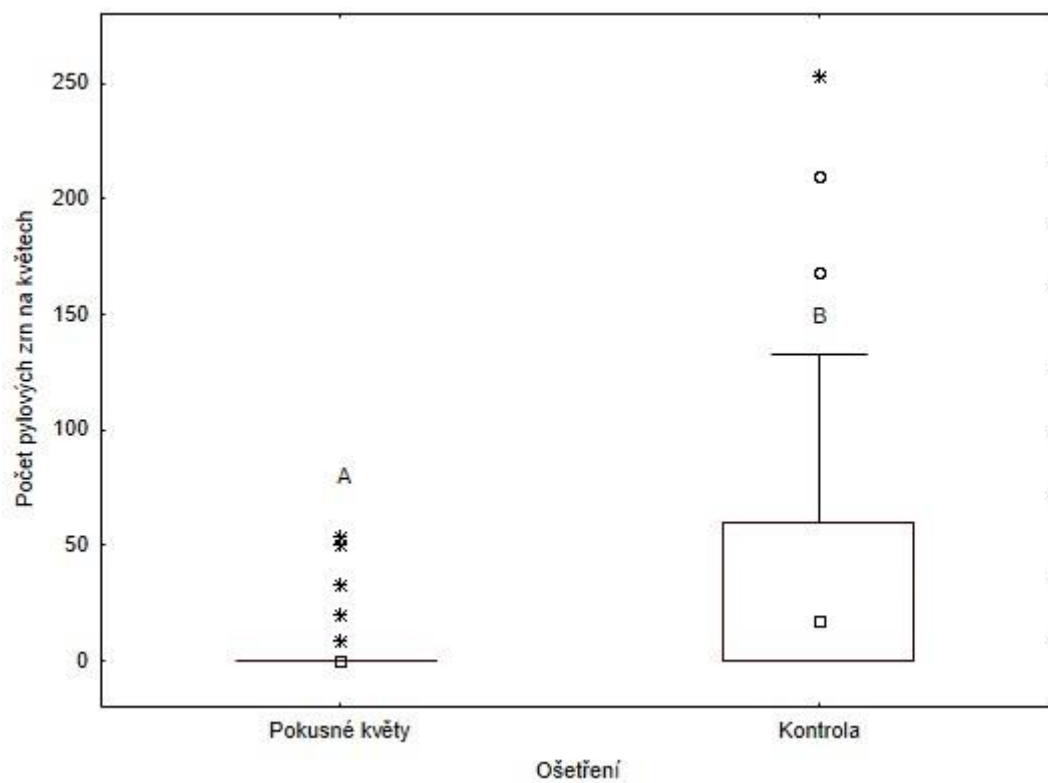
6.2.2.3. Experimentální vyloučení některých návštěvníků

Byl porovnán počet klíčících pylových zrn na květech, které byly zpřístupněny pouze omezenému spektru návštěvníků květů, s kontrolními květy, které byly zpřístupněny všem návštěvníkům květů. Byl zjištěn průkazný rozdíl v počtu klíčících pylových zrn mezi těmito dvěma typy různě ošetřených květů ($F_{1,41}=7,8$, $P<0,008$). Výsledky jsou znázorněny na grafu číslo 12.

Během studie provedené v roce 2006 byl určen počet vajíček v jednotlivých plodolistech studované rostliny. Průměrný počet vajíček byl stanoven jako 4,79 vajíček na každý plodolist (Vlasáková, Kalinová et al. 2008). Počtu plodolistů odpovídá počet blizen na jednotlivých květech, který byl stanoven během počítání klíčících pylových zrn na jednotlivých bliznách. Tato data umožnila spočítat předpokládaný počet vajíček a předpokládaný počet oplozených vajíček v semeníku na základě počtu klíčících pylových zrn na jednotlivých květech. Květy opatřené sítkou zabraňující přístupu dvoukřídlého hmyzu by podle těchto údajů měly obsahovat 23 % oplodněných vajíček. A pouze 22 % takto ošetřených květů by mělo být opyleno. Květy neopatřené sítkou, tedy květy zpřístupněné všem návštěvníkům, by měly obsahovat 58 % oplodněných vajíček a 75 % květů by mělo být opyleno. Na základě průměrného počtu pylových zrn na jednotlivých květech přenesl dvoukřídlý hmyz na květy 26 % pylových zrn. To znamená, že podle těchto dat přenáší 74 % pylových zrn větší květní návštěvníci, mezi které patří švábi *Amazonina platystylata* a cvrčci (Gryllidae).

Tabulka 14: Předpokládaný počet oplodněných vajíček a opylených květů

Ošetření	Průměrný počet plodolistů	Průměrný počet vajíček v plodolistu	Průměrný počet pylových zrn	Předpokládaný počet oplodněných vajíček	Počet opylených květů
Sáček	6,17	4,79	7,22	23 %	22 %
Kontrola	5,55	4,79	27,3	58 %	75 %



Graf 12: Počty klíčících pylových zrn na květech zpřístupněných různým návštěvníkům květů po dobu dvou nocí

7. Diskuze

7.1. Identifikace návštěvníků květů

Květy druhu *Clusia blattophila* navštěvuje pouze omezené množství návštěvníků, kteří by mohli sloužit jako opylovači. Vzhledem k množství pořízených videozáznamů a pochytaného hmyzu je velmi nepravděpodobné, že došlo k opomenutí některého běžného návštěvníka květů studované rostliny.

Na květech se pravidelně vyskytují dva druhy švábů. Druh *Amazonina platystylata*, jehož dospělci i nymfy se na květech vyskytují pravidelně a konzumují sekret, který květy studované rostliny produkují. Býložravý druh *Epilampra sodalis* se na květech vyskytuje pouze zřídka. Pokud se šváb druhu *Epilampra sodalis* na květech vyskytne, tak zkonzumuje značnou část andrecea nebo gyneccea a výrazně tím poničí květ. Tyto dva druhy švábů byly vzájemně velmi dobře odlišitelné díky výraznému rozdílu v jejich velikosti. Dále se na květech vyskytuje množství cvrčků (Gryllidae), kteří náleží k velkému množství druhů. Tyto druhy se bohužel nepodařilo blíže identifikovat. Cvrčci mohli na květech požídat květní zdroje nebo konzumovat části květů. Chování cvrčků na květech však není dle získaných videozáznamů stále objasněno. Na květech se také pravidelně vyskytovalo množství různých druhů mravenců, kteří přes květy pouze přecházeli a při tom zřídka kdy přišli do kontaktu s fertilními částmi květu. Mravenci zde pravděpodobně pouze hledali potravu ve formě ostatního hmyzu, kterou však na květech studované rostliny zpravidla nenacházeli. Tito mravenci náleželi k druhům *Pheidole sp.*, *Crematogaster sp.* a *Campanotus sp.* Dvoukřídlý hmyz, který se vyskytoval na květech, patřil nejčastěji k čeledím Hybotidae, Cecidomyiidae, Dolichopodidae. Tyto čeledi jsou si velmi podobné. Dospělci dosahují délky těla pouze kolem 2 mm, bez zjevných makroskopických rozlišovacích znaků. Proto nebylo možné zařadit dvoukřídlý hmyz na pořízených videozáznamech do jednotlivých čeledí. Druhové složení dvoukřídleho hmyzu odchyceného za účelem bližšího taxonomického určení se navíc lišilo mezi rostlinami a květy různého pohlaví, kdy čeleď Cecidomyiidae nebyla ani jednou odchycena na samičích rostlinách. Je pravděpodobné, že dvoukřídlý hmyz z této čeledi navštěvoval květy pouze za účelem konzumace pylových zrn. Toto chování hmyzu z čeledi Cecidomyiidae potvrzuje i zahraniční literatura (Yuan, Luo et al. 2007, Yuan, Luo et al. 2008)

Poslední zaznamenaní návštěvníci na květech byli různí pavoukovci, kteří na rostlinách a květech pravděpodobně pouze hledali kořist. Jednalo se o množství blíže neurčených pavouků a také štírů, pravděpodobně náležících k běžnému rodu *Tityus*,

Vzhledem k charakteru lokality a zdejších ekologických podmínek není překvapivé, že se zde vyskytuje pouze velmi malé spektrum hmyzu, který pravidelně navštěvuje květy *C. blattophila*. Tento trend popisuje i zahraniční literatura z podobných ekosystémů vystavených extrémním abiotickým podmínkám (Wyatt 1981, Woitke, Wolf et al. 2006).

Je zajímavé, že kromě dvoukřídlého hmyzu (Diptera), nebyli na květech zachyceni zástupci z žádné jiné skupiny běžných opylovačů. Na videozáznamech ani ve vzorcích odchyceného a usmrceného hmyzu nebyl nalezen žádný zástupce řádu motýlů (Lepidoptera), brouků (Coleoptera), třásněnek (Thysanoptera) ani blanokřídlého hmyzu (Hymenoptera), kromě mravenců, kteří se opylovacích vztahů účastní pouze ojediněle.

Spektrum návštěvníků květů se od prvních studií opylovacího systému studované rostliny provedených v letech 2005 – 2006 částečně změnilo. V předchozích letech se na květech nevyskytoval žádný dvoukřídlý hmyz a místo něj se zde vyskytovalo několik druhů nočních motýlů (Lepidoptera). Ostatní druhy návštěvníků květů se na květech vyskytovaly i během této studie provedené v letech 2012 - 2014 (Vlasáková, Kalinová et al. 2008). Tato meziroční variabilita může být způsobena jižní oscilací a střídání klimatických jevů El Niño a La Niña. Jev La Niña, který probíhal v letech 2005 – 2006 se v amazonské pánvi a střední Americe projevuje výrazně sušším klimatem. Oproti tomu v letech 2012 – 2013 v této oblasti panovalo období mezi těmito dvěma jevy, které je charakterizováno poměrně mírným podnebím bez klimatických extrémů. V roce 2014 proběhl mírný El Niño, pro který jsou v této oblasti charakteristické výrazně teplé a vlhké letní měsíce (Null 2015). Předchozí výzkum z jihovýchodní Asie, která je také výrazně ovlivněna těmito dvěma jevy, ukázal, že klimatické změny způsobené jižní oscilací mohou výrazně ovlivnit vztahy rostlin a jejich opylovačů (Harrison 2000).

7.2. Určení efektivity opylovacího systému

7.2.1. Kvantitativní charakteristika efektivity opylovacího systému

První složka efektivity opylovacího systému, kvantitativní složka, je charakterizována počtem návštěv jednotlivými návštěvníky a délkou jejich návštěvy. Na rozdíl od kvalitativní charakteristiky, kvantitativní charakteristiku lze poměrně snadno určit pouhým pozorováním květů a jejich návštěvníků.

Videozáznamy květů rostlin obou pohlaví byly pořizovány v průběhu celé noci. Tím byla minimalizována možnost opomenutí některého návštěvníka květů. Bylo pořízeno pouze několik videozáznamů v průběhu dne, aby se ověřila informace, že samičí květy nejsou v této denní době navštěvované hmyzem. (Vlasáková, Kalinová et al. 2008). Videozáznamy byly pořízeny pouze na samičích květech, protože ty jediné zůstávají v průběhu dne mezi dvěma nocemi kvetení otevřené. Dle pořízených videozáznamů se na samičích květech v průběhu dne skutečně nevyskytuje žádný hmyz.

Na základě extrémně nízké návštěvnosti byli všichni pavouci, štíři a švábi druhu *Epilampra sodalis* sloučeni do kategorie ostatní. Tyto tři skupiny bezobratlých živočichů se ve zhruba 450 hodinách pořízených videozáznamů objevily pouze dvanáctkrát. Proto byla tato skupina vyloučena ze všech následujících analýz. Z analýz byla také vyloučena skupina mravenci na základě několika předpokladů. Mravenci zaznamenávání na květech studované rostliny patřili do několika rodů. Mravenci se na květech zdržovali pouze extrémně nízkou dobu a při tom bylo obtížné určit, zda se vůbec dostali do kontaktu s fertilními částmi květu. Na videozáznamech bylo patrné, že jedinci mravenců pouze hlídají teritorium a hledají potravu. Dále jsem vycházel z předpokladu, že mravenci mají pouze omezenou pohyblivost, obzvláště v lokalitě jako je tato, kdy jednotlivé kvetoucí rostliny často dělí poměrně rozsáhlé plochy. Mravenci také nejsou schopni přenášet životaschopná zrna na delší vzdálenosti díky kyselině mravenčí a výměškům z metapleurálních žláz s antibiotickými účinky (Beattie, Turnbull et al. 1984, Beattie, Turnbull et al. 1985, Hull and Beattie 1988). Vzhledem k těmto vlastnostem jsou mravenci schopni efektivně opylovat pouze drobné polštářovité rostliny s dostatkem květů, během krátkého časového intervalu (Hickman 1974).

Po vyloučení některých návštěvníků květů pro jejich neschopnost efektivně přenášet pylová zrna studované rostliny zbyly v následujících analýzách tři skupiny potenciálních opylovačů. Jednalo se o druh švába *Amazonina platystylata*, dvoukřídlý hmyz (Diptera) a cvrčky (Gryllidae). Druh návštěvníka měl průkazný vliv na návštěvnost květů druhu *Clusia blattophila*. Na květech se vyskytoval nejčastěji dvoukřídlý hmyz a švábi druhu *Amazonina platystylata*. Cvrčků se na květech vyskytovalo průkazně méně než zástupců předchozích dvou skupin. Podobně je tomu i u délky návštěvy, na kterou měl druh návštěvníka také průkazný vliv. Na rozdíl od návštěvnosti, švábi druhu *Amazonina platystylata* a cvrčci trávili na květech nejdelší dobu. Dvoukřídlý hmyz trávil na květech průkazně méně času.

Stáří a pohlaví květu mělo signifikantní vliv jak na návštěvnost květu v průběhu noci, tak na délku návštěv. Největší návštěvnost měly samčí květy. Signifikantně nižší návštěvnost měly samičí květy otevřené první noc a průkazně nejnižší návštěvnost měly samičí květy otevřené druhou noc. Vyšší návštěvnost samčích květů je u dvoudomých rostlin běžný jev. Během přenosu pylových zrn dochází k velkým ztrátám a rostliny si vyšší atraktivitou květů nebo jejich větším počtem tyto ztráty kompenzují (Beach 1981, Vaughton and Ramsey 1998). Atraktivita květů kvetoucích během noci je zpravidla zajišťována pouze intenzivní vůní. Vyšší atraktivita samčích květů studované rostliny je zřejmě způsobená odlišným složením vůní samčích a samičích květů. Vůně samčích květů obsahuje třicet devět látek a vůně samičích květů obsahuje dvacet sedm až třicet pět látek. Vůně samčích a samičích květů se také liší v množství jednotlivých složek. Například jedna z hlavních složek vůně studované rostliny, acetoin, je nejvíce zastoupená ve vůni samčích květů. Samičí květy první noc kvetení produkují výrazně méně acetoinu než samčí květy a samičí květy během druhé noci kvetení neprodukují žádný acetoin (Mitrovský 2013).

7.2.2. Kvalitativní charakteristika efektivity opylovacího systému

Druhá složka efektivity opylovacího systému, kvalitativní složka, je charakterizována počtem pylových zrn, která jednotliví návštěvníci přenášejí. Kvalitativní složku efektivity opylovacího systému nelze určit tak jednoznačně jako kvantitativní složku. Kvalitativní složka efektivity opylovacího systému se obvykle určuje tak, že se spočítá množství pylových zrn, která na květ přenesl jeden návštěvník. Vzhledem k nízké frekvenci návštěv, velmi malým návštěvníkům a malému množství pylových zrn na jednotlivých návštěvnících nebylo možné tuto metodiku použít. Proto byla ke zjištění kvalitativní charakteristiky opylovacího systému použita kombinace několika experimentů.

První provedený experiment ukazuje pozitivní korelaci klíčícího pylu na květech s počtem opylovačů a s délkou jejich návštěvy. Při rozdělení na jednotlivé opylovače počet klíčících pylových zrn na květech koreluje pouze s počtem návštěv a délkou návštěvy švábů druhu *Amazonina platystylata*. Tento experiment také ukazuje to, že samičí květy zpřístupněné opylovačům pouze první noc, mají na bliznách průkazně více klíčících pylových zrn než květy exponované druhou noc. To odpovídá návštěvnosti samičích květů, která je během druhé noci také prokazatelně nižší. Jak bylo uvedeno v předchozí kapitole, samičí květy mají odlišné složení květní vůně během první a druhé noci kvetení. To pravděpodobně způsobuje nižší návštěvnost a také menší počet pylu na samičích květech během druhé noci kvetení.

Další experiment ukazuje počet pylových zrn, která se podařilo získat z jedinců hmyzu odchycených na květech a kvetoucích rostlinách obou pohlaví. Je patrné, že švábi druhu *Amazonina platystylata* měli na svých tělech průkazně více pylových zrn než ostatní zástupci hmyzu. Data nám dále ukazují, že průkazně více pylových zrn měl na těle hmyz sbíraný na samčích květech a samčích rostlinách. Což není překvapivé vzhledem k tomu, že pouze samčí rostliny produkují pyl. Množství pylových zrn na jedincích hmyzu je však poměrně malé a příliš neodpovídá předpokládanému množství pylových zrn, které bylo zjištěné na základě počtu návštěv a počtu pylových zrn na květech. Toto nedostatečné množství pylových zrn na hmyzu může být způsobeno tím, že jedinci hmyzu nebyli sbíráni pouze z květů obou pohlaví, ale z celých kvetoucích rostlin. Za účelem ověření, zda se jedná opravdu o jedince náležící právě k těm druhům hmyzu, které pravidelně navštěvují květy studované rostliny, byl hmyz po odebrání pylových zrn

detailně identifikován. Samozřejmě je zde jistá možnost, že během odchytu a následné manipulaci s hmyzem mohlo dojít k ztrátám pylových zrn. Nicméně množství pylových zrn na hmyzu se rámcově shoduje s výsledky ostatních studií s podobně provedenou metodikou (Armstrong and Irvine 1989, Nagamitsu and Inoue 1997, Terry 2001, Barfod, Burholt et al. 2003). Nutno dodat, že všechny uvedené studie byly provedeny v tropickém pásmu. V našich zeměpisných šířkách, ve většině případů u silně generalizovaných opylovacích systémů, by se dalo očekávat výrazně větší množství pylových zrn na jednotlivých návštěvnících (Silander and Primack 1978, Herrera 1987).

Jako poslední bylo provedeno experimentální vyloučení některých návštěvníků samičích květů. Experimentální květy byly obaleny sítí, která neumožnila přístup ke květům všem větším návštěvníkům. Jednalo se o šváby *Amazonina platystylata* a cvrčky (Gryllidae). Takto ošetřené květy byly zpřístupněny pouze drobnému dvoukřídlému hmyzu. Bylo ověřeno, že pokus funguje tak, jak bylo plánováno. Tedy že větší návštěvníci se nedostanou k samičím květům studované rostliny a menší návštěvníci jako je dvoukřídlý hmyz sítí projdou bez sebemenších problémů. Sít' na květech by také neměla výrazně ovlivňovat atraktivitu květů pro dvoukřídlý hmyz, který se v noci orientuje pouze podle čichu.

Na základě dat z experimentálního vyloučení květních návštěvníků byl určen počet opylených květů a efektivity jednotlivých skupin opylovačů. Z těchto dat vychází najevo, že pouze 75 % květů je opyleno a mělo by se během následujících měsíců vyvinout v plody. Na základě počtu pylových zrn na květech obalených sítí, k nimž neměl přístup dvoukřídlý hmyz, a kontrolních květů, k nimž měli přístup všichni opylovači, byla určena efektivita přenosu pylových zrn jednotlivými typy návštěvníků. Na základě těchto dat byla efektivita přenosu pylových zrn dvoukřídlým hmyzem odhadnuta na 26 %. Efektivita přenosu pylových zrn cvrčky (Gryllidae) a šváby *Amazonina platystylata* byla odhadnuta na 74 %. Na základě počtu pylových zrn na jednotlivých návštěvnících květů a vztahu počtu pylových zrn s počtem návštěv a délkou návštěvy budu předpokládat, že cvrčci (Gryllidae) přenášejí zanedbatelné množství pylových zrn a výše zmíněných 74 % z celkového počtu pylových zrn na květech studované rostliny přenášejí švábi druhu *Amazonina platystylata*.

Z těchto dat a z výsledků studie provedené v roce 2006 (Vlasáková, Kalinová et al. 2008) byl určen počet vajíček v jednotlivých květech. Na základě těchto údajů bylo

zjištěno, že pyl přenesený na květy studované rostliny během dvou nocí kvetení odpovídá 58 % z celkového počtu vajíček. Zároveň je velmi nepravděpodobné, že každé pylové zrno oplodní vajíčko. Výše uvedená studie také poukazuje na to, že pouze ze 42 % květů vzniknou plody a také že se pouze 36 % vajíček vyvine v semena. Při porovnání s dalšími studiemi zabývajícími se tímto problémem je efektivita opylovacího systému rostliny *Clusia blattophila* poměrně nízká (Silander and Primack 1978, Escaravage and Wagner 2004). Tyto studie však byly provedeny v naprosto odlišných ekosystémech. Nízká efektivita tohoto opylovacího systému není, vzhledem k charakteru lokality a silnému abiotickému stresu, příliš překvapivá. Dalo by se očekávat, že opylovací systémy a produkce semen budou v extrémních ekosystémech, jako jsou například inselberg, výrazně méně efektivní. Podobných studií z těchto typů ekosystémů je však příliš málo. V zahraniční literatuře se pojednává o roli stresu, například v raně sukcesních stádiích ekosystému, jehož následkem je menší efektivita pylového přenosu (Cruden 1977).

Role dvoukřídlého hmyzu v opylovacím systému studované rostliny není zcela jasná. Prvním problémem je, že dvoukřídlý hmyz vyskytující se na květech náleží do několika odlišných čeledí, jejichž zastoupení se výrazně liší v závislosti na pohlaví květu. Tyto závěry sice vyvozují na základě poměrně malého počtu jedinců (šest exemplářů z čeledi Dolichopodidae, 20 exemplářů z čeledi Cecidomyiidae a třináct exemplářů z čeledi Hybotidae), ale vzhledem k tomu, že hmyz byl sbírán na velkém množství květů v průběhu několika nocí, si myslím, že tyto údaje mají v opylovacím systému studované rostliny poměrně důležitý význam. Tento rozdíl v návštěvnosti mezi jednotlivými čeleděmi dvoukřídlého hmyzu je pravděpodobně způsoben poměrně výrazným rozdílem vůně samčích a samičích květů (Mitrovský 2013). Dalším problémem ve funkci dvoukřídlého hmyzu je to, že během předchozí studie v letech 2005 - 2006 nebyl na květech studované rostliny zpozorován žádný dvoukřídlý hmyz (Vlasáková, Kalinová et al. 2008). Účast dvoukřídlého hmyzu z čeledí Dolichopodidae a Hybotidae v opylovacích systémech nebyl v literatuře nikdy zaznamenán. Pouze dvoukřídlý hmyz z čeledi Cecidomyiidae byl v literatuře opakovaně uveden jako opylovač. Dvoukřídlý hmyz z této čeledi opyluje několik druhů patřících například do čeledí Aristolochiaceae, Moraceae nebo Schisandraceae. Na květech těchto rostlin se dvoukřídlý hmyz z čeledi Cecidomyiidae živí pylem nebo zde dospělci kopulují a larvy se vyvíjejí na květech, kde se živí myceliem parazitických hub (Sakai, Kato et al. 2000, Sakai 2002, Yuan, Luo et al. 2007, Yuan, Luo et al. 2008). U *Clusia blattophila* byl však dvoukřídlý hmyz z této čeledi

odchycen pouze na samčích květech. I přes tyto komplikace se však zdá, že dvoukřídlý hmyz se účastní toho opylovacího systému. Experimentální vyloučení větších návštěvníků květů nám ukazuje, že dvoukřídlý hmyz se podílí z 26 % na celkovém přenosu pylových zrn. Během této studie bohužel nebylo zjištěno, která čeleď dvoukřídleho hmyzu se na přenosu pylových zrn podílí a co slouží jako odměna pro tuto skupinu opylovačů.

Všechny výsledky kvalitativní charakteristiky tohoto opylovacího systému poukazují na to, že švábi druhu *Amazonina platystylata* přenášejí největší počet pylových zrn. A vzhledem k tomu, že jsou švábi *Amazonina platystylata* společně s dvoukřídlym hmyzem nejčastějšími návštěvníky, jedná se pravděpodobně o nejefektivnějšího opylovače rostliny *Clusia blattophila*.

Tento zvláštní vztah rostliny a jejího opylovače ale není zdaleka jedinečný. Jak bylo uvedeno v úvodu, v kapitole: 3.1.3 Minoritní skupiny opylovačů, existuje několik příkladů, kdy jsou rostliny opylovány jinou skupinou organismů, než jsou ptáci, savci a pět typicky opylujících řádů hmyzu (Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera, Coleoptera a Thysanoptera). Je zajímavé, že naprostá většina příkladů minoritních opylovačů pochází z ostrovních ekosystémů. Jedná se o ostrovní ekosystémy s různým způsobem vzniku i s různou mírou izolace. Míra izolace je v těchto případech velmi důležitá. Při nízké míře izolace mohou opylovači pocházet z okolního ekosystému nevykazujícího ostrovní charakter a pravděpodobně se v těchto ekosystémech budou uplatňovat poněkud odlišné procesy (Jacobi and del Sarto 2007). To však není případ této studie, protože se švábi druhu *Amazonina platystylata* a pravděpodobně ani ostatní účastníci tohoto opylovacího systému v okolním ekosystému tropického deštného lesa nevyskytují.

Organismy se v ostrovních ekosystémech často vyskytují v malých populacích a izolace těchto ekosystémů znemožňuje nebo minimalizuje genový tok mezi populacemi. Tyto dvě vlastnosti společně se silným selekčním tlakem, který je pro ostrovní ekosystémy s omezenými zdroji také typický, mohou způsobit poměrně rychlou speciaci a koevoluci s ostatními druhy organismů (MacArthur and Wilson 1963, Carlquist 1966, Cody and McC 1996, Carlquist 2009). V těchto ekosystémech však často chybí běžní opylovači jako je například blanokřídlý hmyz a zde rostoucí rostliny mají výrazně snížený výběr mutualistického partnera (Carlquist 1966, Barrett 1996). Podle

mého názoru právě výrazně omezený výběr mutualistického partnera vedl ke koevoluci rostliny s neobvyklým opylovačem, který nemusí mít žádné předpoklady nebo výrazné morfologické adaptace k tomu stát se opylovačem. To je patrné obzvláště na případech ještěřů (Pérez - Mellado and Casas 1997, Traveset and Sáez 1997, Nyhagen, Kragelund et al. 2001, Hansen, Kiesbühn et al. 2007), švábů (Nagamitsu and Inoue 1997, Kawakita and Kato 2002, Vlasáková, Kalinová et al. 2008), ploštic (Ishida, Kono et al. 2009) nebo cvrčků (Hugel, Micheneau et al. 2010, Micheneau, Fournel et al. 2010), kteří ojediněle fungují jako opylovači v ostrovních ekosystémech.

8. Závěr

Na květech *Clusia blattophila* se pravidelně vyskytují švábi druhu *Amazonina platystylata* a *Epilampra sodalis*, cvrčci (Gryllidae), dvoukřídlý hmyz náležící do čeledí Hybotidae, Cecidomyiidae, Dolichopodidae, mravenci a pavoukovci. Avšak pouze švábi *Amazonina platystylata*, cvrčci (Gryllidae) a dvoukřídlý hmyz (Diptera) mají potenciál efektivně opylovat květy studované rostliny.

Z výsledků je patrné, že švábi *Amazonina platystylata* a dvoukřídlý hmyz se na květech vyskytují nejčastěji a švábi *Amazonina platystylata* s cvrčkou tráví na květech nejdelší dobu. Pouze počet švábů *Amazonina platystylata* a délka jejich návštěvy během jednotlivých pozorování, koreluje s množstvím klíčících pylových zrn na květech. Odchycení švábi mají na svých tělech průkazně větší množství pylových zrn než ostatní skupiny návštěvníků květů. Tyto výsledky potvrzuje i experimentální vyloučení některých návštěvníků květů, ze kterého je patrné, že dvoukřídlý hmyz přenáší pouze malou část pylových zrn. Přitom naprostá většina pylových zrn je na květ přenesena během první noci kvetení, což potvrzují i údaje o návštěvnosti květů. Samčí květy navíc navštěvuje průkazně více hmyzu než samičí květy. Tyto rozdíly v návštěvnosti jsou pravděpodobně způsobeny odlišným složením květní vůně mezi květy různého stáří a pohlaví.

Z výsledků vyplývá, že šváb *Amazonina platystylata* je hlavním opylovačem rostliny *Clusia blattophila*, ale na pylovém přenosu se z malé části podílí i dvoukřídlý hmyz. Ten fakt, že značná část vajíček studovaného druhu zůstává neoplozená, poukazuje na poměrně neefektivní opylovací systém, což není překvapivé, vzhledem k charakteru tohoto extrémního ekosystému trpící silným abiotickým stresem.

9. Seznam použité literatury

Addicott, J. F. and A. J. Tyre (1995). "Cheating in an obligate mutualism: how often do yucca moths benefit yuccas?" Oikos: 382-394.

Allendorf, F. W. (1983). "Isolation, gene flow, and genetic differentiation among populations." Genetics and conservation: 51-65.

Anderson, A. B., W. L. Overal and A. Henderson (1988). "Pollination ecology of a forest-dominant palm (*Orbignya phalerata* Mart.) in northern Brazil." Biotropica: 192-205.

Armstrong, J. E. and A. K. Irvine (1989). "Flowering, sex ratios, pollen-ovule ratios, fruit set, and reproductive effort of a dioecious tree, *Myristica insipida* (Myristicaceae), in two different rain forest communities." American Journal of Botany: 74-85.

Ashton, P., T. Givnish and S. Appanah (1988). "Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics." American Naturalist: 44-66.

Baker, H. G. (1955). "Self compatibility and establishment after long distance dispersal." Evolution **9**(3): 347-349.

Barbola, I. d. F., S. Laroca, M. C. d. Almeida and E. A. d. Nascimento (2006). "Floral biology of *Stachytarpheta maximiliani* Scham.(Verbenaceae) and its floral visitors." Revista Brasileira de Entomologia **50**(4): 498-504.

Barfod, A., T. Burholt and F. Borchsenius (2003). "Contrasting pollination modes in three species of *Licuala* (Arecaceae: Coryphoideae)." Telopea **10**(1): 207-223.

Barrett, S. C. H. (1996). "The reproductive biology and genetics of island plants." Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences **351**(1341): 725-733.

Bawa, K. S. (1980). "Evolution of dioecy in flowering plants." Annual Review of Ecology and Systematics **11**: 15-39.

Bawa, K. S. (1990). "Plant-pollinator interactions in tropical rain-forests." Annual Review of Ecology and Systematics **21**: 399-422.

Bawa, K. S. and P. A. Opler (1975). "Dioecism in tropical forest trees." Evolution **29**(1): 167-179.

Beach, J. H. (1981). "Pollinator foraging and the evolution of dioecy." American Naturalist: 572-577.

Beattie, A. J. (1971). "Pollination mechanisms in *Viola*." New Phytologist **70**(2): 343-360.

Beattie, A. J., C. Turnbull, T. Hough, S. Jobson and R. B. Knox (1985). "The vulnerability of pollen and fungal spores to ant secretions: evidence and some evolutionary implications." American Journal of Botany: 606-614.

Beattie, A. J., C. Turnbull, R. B. Knox and E. Williams (1984). "Ant inhibition of pollen function: a possible reason why ant pollination is rare." American Journal of Botany: 421-426.

Bentley, B. L. (1977). "Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards." Annual Review of Ecology and Systematics: 407-427.

Biedinger, N., S. Porembski and W. Barthlott (2000). Vascular plants on inselbergs: Vegetative and reproductive strategies. Inselbergs. S. Porembski and W. Barthlott, Springer Berlin Heidelberg. **146**: 117-142.

Bittrich, V. and M. C. Amaral (1996). "Flower morphology and pollination biology of some *Clusia* species from the Gran Sabana (Venezuela)." Kew Bulletin: 681-694.

Bittrich, V. and M. C. Amaral (1997). "Floral biology of some *Clusia* species from Central Amazonia." Kew Bulletin: 617-635.

Bond, W. J. (1994). "Do mutualistic matter - assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction." Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences **344**(1307): 83-90.

Boyden, T. C. (1983). "Mimicry, predation and potential pollination by the mantispid, *Climaciella brunnea* var. *instabilis* (Say)(Mantispidae: Neuroptera)." Journal of the New York Entomological Society: 508-511.

Bremer, H. and H. Sander (2000). Inselbergs: Geomorphology and geoecology. Inselbergs. S. Porembski and W. Barthlott, Springer Berlin Heidelberg. **146**: 7-35.

Carlquist, S. (1966). "Biota of long-distance dispersal. IV. Genetic systems on floras of oceanic islands." Evolution **20**(4): 433-&.

Carlquist, S. (2009). "Darwin on island plants." Botanical Journal of the Linnean Society **161**(1): 20-25.

Castro, S., P. Silveira and L. Navarro (2008). "How does secondary pollen presentation affect the fitness of *Polygala vayredae* (Polygalaceae)?" American Journal of Botany **95**(6): 706-712.

Clinebell, R. R., A. Crowe, D. P. Gregory and P. C. Hoch (2004). "Pollination ecology of *Gaura* and *Calylophus* (Onagraceae, tribe Onagreae) in western Texas, USA." Annals of the Missouri Botanical Garden: 369-400.

Cody, M. L. and J. McC (1996). "Short-term evolution of reduced dispersal in island plant populations." Journal of Ecology: 53-61.

Cozzolino, S. and A. Widmer (2005). "Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception?" Trends in Ecology & Evolution **20**(9): 487-494.

Crome, F. and A. Irvine (1986). "" Two Bob Each Way": The Pollination and Breeding System of the Australian Rain Forest Tree *Syzygium cormiflorum* (Myrtaceae)." Biotropica: 115-125.

Cruden, R. W. (1977). "Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants." Evolution: 32-46.

Elton, C. (1932). "Territory among wood ants (*Formica rufa* L.) at Picket Hill." The Journal of Animal Ecology: 69-76.

Escaravage, N. and J. Wagner (2004). "Pollination effectiveness and pollen dispersal in a *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae) population." Plant Biology **6**(5): 606-615.

Fahn, A. and C. Shimony (2001). "Nectary structure and ultrastructure of unisexual flowers of *Ecballium elaterium* (L.) A. Rich.(Cucurbitaceae) and their presumptive pollinators." Annals of Botany **87**(1): 27-33.

Fatokun, C., M. Akoroda and S. Hahn (1992). "Studies on the reproductive biology of white yam (*Dioscorea rotundata* Poir.)." Euphytica **64**(3): 197-203.

Fenster, C. B., W. S. Armbruster, P. Wilson, M. R. Dudash and J. D. Thomson (2004). "Pollination syndromes and floral specialization." Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics: 375-403.

Franco, A. and P. Nobel (1989). "Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti." The Journal of Ecology: 870-886.

Galen, C. (1983). "The effects of nectar thieving ants on seedset in floral scent morphs of *Polemonium viscosum*." Oikos: 245-249.

Galil, J. and D. Eisikowitch (1968). "On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa." Ecology: 259-269.

Gómez, J. M., J. Bosch, F. Perfectti, J. Fernández and M. Abdelaziz (2007). "Pollinator diversity affects plant reproduction and recruitment: the tradeoffs of generalization." Oecologia **153**(3): 597-605.

Gómez, J. M., R. Zamora, J. A. Hódar and D. García (1996). "Experimental study of pollination by ants in Mediterranean high mountain and arid habitats." Oecologia **105**(2): 236-242.

Grant, V. (1949). "Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms." Evolution: 82-97.

Guerrant Jr, E. O. and P. L. Fiedler (1981). "Flower defenses against nectar-pilferage by ants." Biotropica: 25-33.

Gustafsson, M. H., K. Winter and V. Bittrich (2007). Diversity, phylogeny and classification of *Clusia*. Clusia, Springer: 95-116.

Hansen, D. M., H. C. Kiesbüy, C. G. Jones and C. B. Müller (2007). "Positive indirect interactions between neighboring plant species via a lizard pollinator." The American Naturalist **169**(4): 534-542.

Hansen, D. M. and C. B. Müller (2009). "Invasive ants disrupt gecko pollination and seed dispersal of the endangered plant *Rousseia simplex* in Mauritius." Biotropica **41**(2): 202-208.

Harrison, R. D. (2000). "Repercussions of El Nino: drought causes extinction and the breakdown of mutualism in Borneo." Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences **267**(1446): 911-915.

Herrera, C. M. (1987). "Components of pollinator" quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage." Oikos: 79-90.

Herrera, C. M. (1989). "Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the "quantity" component in a plant-pollinator system." Oecologia **80**(2): 241-248.

Hickman, J. C. (1974). "Pollination by ants: a low-energy system." Science **184**(4143): 1290-1292.

Hugel, S., C. Micheneau, J. Fournel, B. Warren, A. Gauvin-Bialecki, T. Pailler, M. Chase and D. Strasberg (2010). "*Glomeremus* species from the Mascarene islands (Orthoptera, Gryllacrididae) with the description of the pollinator of an endemic orchid from the island of Réunion." Zootaxa **2545**: 58-68.

Hull, D. A. and A. J. Beattie (1988). "Adverse effects on pollen exposed to *Atta texana* and other North American ants: implications for ant pollination." Oecologia **75**(1): 153-155.

Chamorro, S., R. Heleno, J. M. Olesen, C. K. McMullen and A. Traveset (2012). "Pollination patterns and plant breeding systems in the Galápagos: a review." Annals of Botany **110**(7): 1489-1501.

Ishida, C., M. Kono and S. Sakai (2009). "A new pollination system: brood-site pollination by flower bugs in *Macaranga* (Euphorbiaceae)." Annals of botany **103**(1): 39-44.

Ivancic, A., O. Roupsard, J. Q. Garcia, V. Lebot, V. Pochyla and T. Okpul (2005). "Thermogenic flowering of the giant taro (*Alocasia macrorrhizos*, Araceae)." Canadian journal of botany **83**(6): 647-655.

Jacobi, C. M. and M. C. L. del Sarto (2007). "Pollination of two species of *Vellozia* (Velloziaceae) from high-altitude quartzitic grasslands, Brazil." Acta Botanica Brasilica **21**(2): 325-333.

Janzen, D. H. (1973). "Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity." Ecology: 687-708.

Johnson, S. D. and K. E. Steiner (2000). "Generalization versus specialization in plant pollination systems." Trends in Ecology & Evolution **15**(4): 140-143.

Kawakita, A. and M. Kato (2002). "Floral biology and unique pollination system of root holoparasites, *Balanophora kuroi* and *B. tobiracola* (Balanophoraceae)." American Journal of Botany **89**(7): 1164-1170.

Kevan, P. and H. Baker (1983). "Insects as flower visitors and pollinators." Annual review of entomology **28**(1): 407-453.

Kjellberg, F., P.-H. Gouyon, M. Ibrahim, M. Raymond and G. Valdeyron (1987). "The stability of the symbiosis between dioecious figs and their pollinators: a study of *Ficus carica* L. and *Blastophaga psenes* L." Evolution: 693-704.

Kono, M. and H. Tobe (2007). "Is *Cycas revoluta* (Cycadaceae) wind-or insect-pollinated?" American Journal of Botany **94**(5): 847-855.

Lüttge, U. (1999). "One Morphotype, Three Physiotypes: Sympatric Species of *Clusia* with Obligate C3 Photosynthesis, Obligate CAM and C3-CAM Intermediate Behaviour." Plant Biology **1**(2): 138-148.

MacArthur, R. H. and E. O. Wilson (1963). "An equilibrium theory of insular zoogeography." Evolution: 373-387.

Martin, M. M. (1983). "Cellulose digestion in insects." Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology **75**(3): 313-324.

Martins, R. L., T. Wendt, R. Margis and F. R. Scarano (2007). Reproductive biology. Clusia, Springer: 73-94.

Mesquita, R. d. C. G. and C. H. Franciscon (1995). "Flower visitors of *Clusia nemorosa* GFW Meyer (Clusiaceae) in an Amazonian white-sand campina." Biotropica: 254-258.

Micheneau, C., J. Fournel, L. Humeau and T. Pailler (2008). "Orchid-bird interactions: a case study from *Angraecum* (Vandaeae, Angraecinae) and *Zosterops* (white-eyes, Zosteropidae) on Reunion Island." Botany **86**(10): 1143-1151.

Micheneau, C., J. Fournel and T. Pailler (2006). "Bird pollination in an angraecoid orchid on Réunion island (Mascarene Archipelago, Indian ocean)." Annals of botany **97**(6): 965-974.

Micheneau, C., J. Fournel, B. H. Warren, S. Hugel, A. Gauvin-Bialecki, T. Pailler, D. Strasberg and M. W. Chase (2010). "Orthoptera, a new order of pollinator." Annals of Botany **105**(3): 355-364.

Mitrovský, O. (2013). "Analýza vůní květů *Clusia blattophila*" Diplomová práce, Katedra analytické chemie, Univerzita Karlova v Praze.

Morgan, M. T. and W. G. Wilson (2005). "Self-fertilization and the escape from pollen limitation in variable pollination environments." Evolution **59**(5): 1143-1148.

Mound, L. A. (2005). "Thysanoptera: diversity and interactions." Annu. Rev. Entomol. **50**: 247-269.

Nagamitsu, T. and T. Inoue (1997). "Cockroach pollination and breeding system of *Uvaria elmeri* (Annonaceae) in a lowland mixed-dipterocarp forest in Sarawak." American Journal of Botany **84**(2): 208-208.

Nilsson, L. A. (1988). "The evolution of flowers with deep corolla tubes." Nature **334**(6178): 147-149.

Null, J. (2015). "El Niño and La Niña Years and Intensities." from <http://ggweather.com/enso/oni.htm>.

Nyhagen, D. F., C. Kragelund, J. M. Olesen and C. G. Jones (2001). "Insular interactions between lizards and flowers: flower visitation by an endemic Mauritian gecko." Journal of Tropical Ecology **17**(05): 755-761.

Olesen, J. M. and A. Valido (2003). "Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon." Trends in Ecology & Evolution **18**(4): 177-181.

Ollerton, J., R. Alarcón, N. M. Waser, M. V. Price, S. Watts, L. Cranmer, A. Hingston, C. I. Peter and J. Rotenberry (2009). "A global test of the pollination syndrome hypothesis." Annals of Botany **103**(9): 1471-1480.

Peakall, R., C. J. Angus and A. J. Beattie (1990). "The significance of ant and plant traits for ant pollination in *Leporella fimbriata*." Oecologia **84**(4): 457-460.

Peakall, R., A. Beattie and S. James (1987). "Pseudocopulation of an orchid by male ants: a test of two hypotheses accounting for the rarity of ant pollination." Oecologia **73**(4): 522-524.

Pérez - Mellado, V. and J. L. Casas (1997). "Pollination by a lizard on a Mediterranean island." Copeia **1997**(3): 593-595.

Pérez - Barrales, R., P. Vargas and J. Arroyo (2006). "New evidence for the Darwinian hypothesis of heterostyly: breeding systems and pollinators in *Narcissus* sect. *Apodanthi*." New Phytologist **171**(3): 553-567.

Perry, D. R. (1978). "*Paratropes bilunata* (Orthoptera: Blattidae): an outcrossing pollinator in a neotropical wet forest canopy." Proceedings of the Entomological Society of Washington **80**: 657-658.

Porembski, S. (2007). "Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns." Revista Brasileira de Botânica **30**(4): 579-586.

Porembski, S., U. Becker and R. Seine (2000). Islands on islands: Habitats on inselbergs. Inselbergs. S. Porembski and W. Barthlott, Springer Berlin Heidelberg. **146**: 49-67.

Porembski, S., U. Becker and R. Seine (2000). Islands on islands: habitats on inselbergs. Inselbergs, Springer: 49-67.

Porembski, S., R. Seine and W. Barthlott (1997). "Inselberg vegetation and the biodiversity of granite outcrops." Journal of the Royal Society of Western Australia **80**(3): 193-199.

Rattenbury, J. A. (1962). "Cyclic hybridization as a survival mechanism in New Zealand forest flora." Evolution **16**(3): 348-&.

Rico Gray, V. (1980). "Ants and tropical flowers." Biotropica **12**(3): 223-224.

Sakai, S. (2002). "*Aristolochia* spp.(Aristolochiaceae) pollinated by flies breeding on decomposing flowers in Panama." American Journal of Botany **89**(3): 527-534.

Sakai, S., M. Kato and H. Nagamasu (2000). "*Artocarpus* (Moraceae)–gall midge pollination mutualism mediated by a male-flower parasitic fungus." American Journal of Botany **87**(3): 440-445.

Salomon, M. (2001). "Evolutionary biogeography and speciation: essay on a synthesis." Journal of Biogeography **28**(1): 13-27.

Sarthou, C. (2001). Plant communities on a granitic outcrop. Nouragues, Springer: 65-78.

Sarthou, C., C. Kounda-Kiki, A. Vaçulik, P. Mora and J.-F. Ponge (2009). "Successional patterns on tropical inselbergs: A case study on the Nouragues inselberg (French Guiana)." Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants **204**(5): 396-407.

Sarthou, C. and J. F. Villiers (1998). "Epilithic plant communities on inselbergs in French Guiana." Journal of Vegetation Science **9**(6): 847-860.

Sarthou, C., J. F. Villiers and J. F. Ponge (2003). "Shrub vegetation on tropical granitic inselbergs in French Guiana." Journal of Vegetation Science **14**(5): 645-652.

Sazima, I., C. Sazima and M. Sazima (2005). "Little dragons prefer flowers to maidens: a lizard that laps nectar and pollinates trees." Biota Neotropica **5**(1): 185-192.

Scarano, F. R. (2002). "Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest." Annals of Botany **90**(4): 517-524.

SdeJ, G.-A. (2001). "Resin-collecting bees (Apidae) on *Clusia palmicida* (Clusiaceae) in a riparian forest in Brazil." Journal of tropical ecology **17**(01): 149-153.

Silander, J. A. and R. B. Primack (1978). "Pollination intensity and seed set in the evening primrose (*Oenothera fruticosa*)." American Midland Naturalist: 213-216.

Skutch, A. F. (1980). "Arils as food of tropical American birds." Condor: 31-42.

Sréng, L., I. Leoncini and J. L. Clement (1999). "Regulation of sex pheromone production in the male *Nauphoeta cinerea* cockroach: Role of brain extracts, corpora allata (CA), and juvenile hormone (JH)." Archives of insect biochemistry and physiology **40**(4): 165-172.

Stebbins, G. L. (1970). "Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms." Annual Review of Ecology and Systematics: 307-326.

Stuurman, J., M. E. Hoballah, L. Broger, J. Moore, C. Basten and C. Kuhlemeier (2004). "Dissection of floral pollination syndromes in *Petunia*." Genetics **168**(3): 1585-1599.

Szarzynski, J. (2000). Xeric islands: Environmental conditions on inselbergs. Inselbergs. S. Porembski and W. Barthlott, Springer Berlin Heidelberg. **146**: 37-48.

Terry, I. (2001). "Thrips and weevils as dual, specialist pollinators of the Australian cycad *Macrozamia communis* (Zamiaceae)." International Journal of Plant Sciences **162**(6): 1293-1305.

Thomson, J. D. and S. C. H. Barrett (1981). "Selection for outcrossing, sexual selection, and the evolution of dioecy in plants." American Naturalist **118**(3): 443-449.

Traveset, A. and E. Sáez (1997). "Pollination of *Euphorbia dendroides* by lizards and insects: spatio-temporal variation in patterns of flower visitation." Oecologia **111**(2): 241-248.

Tyre, A. and J. Addicott (1993). "Facultative non-mutualistic behaviour by an "obligate" mutualist: "Cheating" by yucca moths." Oecologia **94**(2): 173-175.

Vaughton, G. and M. Ramsey (1998). "Floral display, pollinator visitation and reproductive success in the dioecious perennial herb *Wurmbea dioica* (Liliaceae)." Oecologia **115**(1-2): 93-101.

Vlasáková, B. (2015). "Density dependence in flower visitation rates of cockroach-pollinated *Clusia blattophila* on the Nouragues inselberg, French Guiana." Journal of Tropical Ecology **31**(01): 95-98.

Vlasáková, B. and M. H. Gustafsson (2011). "*Clusia blattophila* sp. nov. (Clusiaceae) from an inselberg in French Guiana." Nordic Journal of Botany **29**(2): 178-181.

Vlasáková, B., B. Kalinová, M. H. G. Gustafsson and H. Teichert (2008). "Cockroaches as pollinators of *Clusia* aff. *sellowiana* (Clusiaceae) on inselbergs in French Guiana." Annals of Botany **102**(3): 295-304.

Waser, N. M., L. Chittka, M. V. Price, N. M. Williams and J. Ollerton (1996). "Generalization in pollination systems, and why it matters." Ecology **77**(4): 1043-1060.

Wharton, D. R. and M. L. Wharton (1965). "The cellulase content of various species of cockroaches." Journal of insect physiology **11**(10): 1401-1405.

Whitaker, A. (1987). "The roles of lizards in New Zealand plant reproductive strategies." New Zealand Journal of Botany **25**(2): 315-328.

Woitke, M., R. Wolf, W. Hartung and H. Heilmeier (2006). "Flower morphology of the resurrection plant *Chamaegigas intrepidus* Dinter and some of its potential pollinators." Flora **201**(4): 281-286.

Wolda, H. (1983). "Diversity, diversity indices and tropical cockroaches." Oecologia **58**(3): 290-298.

Wyatt, R. (1981). "Ant-pollination of the granite outcrop endemic *Diamorpha smallii* (Crassulaceae)." American Journal of Botany: 1212-1217.

Yuan, L.-C., Y.-B. Luo, L. B. Thien, J.-H. Fan, H.-L. Xu and Z.-D. Chen (2007). "Pollination of *Schisandra henryi* (Schisandraceae) by female, pollen-eating *Megommata* species (Cecidomyiidae, Diptera) in South-central China." Annals of botany **99**(3): 451-460.

Yuan, L. C., Y. B. Luo, L. B. Thien, J. H. Fan, H. L. Xu, J. Yukawa and Z. D. Chen (2008). "Pollination of *Kadsura longipedunculata* (Schisandraceae), a monoecious basal angiosperm, by female, pollen-eating *Megommata* sp.(Cecidomyiidae: Diptera) in China." Biological Journal of the Linnean Society **93**(3): 523-536.

10. Seznam obrázků

Obrázek 1: Studovaná rostlina <i>Clusia Blattophila</i> . Převzato a upraveno dle Vlasáková a Gustafsson (2011)	25
Obrázek 2: Studovaná rostlina <i>Clusia blattophila</i> . A: kvetoucí samčí keř, B: samčí květ, C: samičí květ, D: zralý plod	25
Obrázek 3: Podrobná mapa lokality výskytu rostliny <i>Clusia blattophila</i> na inselbergu Nouragues. ● označuje samčí rostliny a ■ označuje samičí rostliny (Vlasáková 2015)	26
Obrázek 4: Typický pohled na lokalitu výskytu a jednotlivé keře rostliny <i>Clusia blattophila</i> ..	26
Obrázek 5: Vznik inselbergu vodní erozí (šipky) I. Intenzivně zvětrávaná oblast II. štítovitý inselberg III. kopulovitý inselberg. Převzato a upraveno dle Bremer a Sandler (2000). 29	
Obrázek 6: Inselberg Nouragues a jeho typická vegetace s dominujícím keřem <i>Clusia blattophila</i>	32
Obrázek 7: A: šváb <i>Epilampra sodalis</i> na květu studované rostliny, B: nymfa švába <i>Amazonina platystylata</i> , C: nahrávání samčí rostliny <i>Clusia blattophila</i> , D: květ připravený na experimentální vyloučení květních návštěvníků, E a F: klíčící pyl na bliznách studované rostliny, preparáty připraveny dle použité metodiky	38
Obrázek 8: Vybraní návštěvníci květů <i>Clusia blattophila</i> . A: Dolichopodidae B: Hybotidae, C: Cecidomyiidae, D: blíže neurčený druh cvrčka (Gryllidae), E: nymfa švába druhu <i>Amazonina platystylata</i> , F: Dospělec švába druhu <i>Amazonina platystylata</i>	43

11. Seznam tabulek

Tabulka 1: Rozdělení květů do tří stádií na základě doby kvetení a pohlaví květů	33
Tabulka 2: Seznam pozorovaných morfotypů a jejich bližší taxonomické určení	42
Tabulka 3: Počet návštěv květu za noc jednotlivými skupinami hmyzu	44
Tabulka 4: Vliv vybraných faktorů na počet návštěvníků květů za noc	44
Tabulka 5: Délka návštěvy jednotlivými skupinami hmyzu (s)	46
Tabulka 6: Vliv vybraných faktorů na délku návštěvy květů (s)	46
Tabulka 7: Porovnání délky návštěvy mezi jednotlivými skupinami návštěvníků květů	46
Tabulka 8: Vztah počtu klíčících pylových zrn na květech a počtu návštěv květu	49
Tabulka 9: Vztah počtu klíčících pylových zrn na květech a počtu návštěv jednotlivých skupin návštěvníků květů	49
Tabulka 10: Vztah počtu klíčících pylových zrn na květech a průměrné délky návštěv květů	49
Tabulka 11: Vztah počtu klíčících pylových zrn na květech a průměrné délky návštěvy jednotlivými skupinami hmyzu	49
Tabulka 12: Vliv vybraných faktorů na počet pylových zrn na jedincích hmyzu	51
Tabulka 13: Množství pylových zrn na různých návštěvnících květů <i>C. blattophila</i> . Zkratka NA označuje návštěvníky květů, kteří nebyli odchytáváni.	53
Tabulka 14: Předpokládaný počet oplodněných vajíček a opylených květů	54

12. Seznam grafů

Graf 1: Dominantní složky vůně samčích a samičích květů rostliny <i>C. blattophila</i> . Převzato a upraveno dle Mitrovský (2013).....	27
Graf 2: Dominantní složky vůně samičích květů rostliny <i>C. blattophila</i> různého stáří. Převzato a upraveno dle Mitrovský (2013).....	27
Graf 3: Druhové složení dvoukřídlého hmyzu odchyceného na samčích a samičích květech a rostlinách.....	42
Graf 4: Počty jednotlivých návštěvníků květů za noc. Stejná písmena označují neprůkazný rozdíl mezi proměnnými.	45
Graf 5: Počty návštěvníků na květech různého stáří a pohlaví. Stejná písmena označují neprůkazný rozdíl mezi proměnnými.	45
Graf 6: Vliv vybraných faktorů na délku návštěvy. Hodnoty v grafu nejsou, na rozdíl od statistické analýzy, zlogaritmovány. Stejná písmena označují neprůkazný rozdíl mezi proměnnými.	47
Graf 7: Počet klíčících pylových zrn na samičích květech různého stáří	48
Graf 8: Vztah mezi počtem klíčících pylových zrn na květech a počtem návštěv švábem druhu <i>Amazonina platystylata</i>	49
Graf 9: Vztah mezi počtem klíčících pylových zrn a délkou návštěvy švába druhu <i>Amazonina platystylata</i>	50
Graf 10: Pyl na tělech hmyzu sbíraného na rostlinách obou pohlaví	51
Graf 11: Rozdíl počtu pylových zrn na tělech hmyzu ze samčích a samičích rostlin	52
Graf 12: Počty klíčících pylových zrn na květech zpřístupněných různým návštěvníkům květů po dobu dvou nocí.....	55